

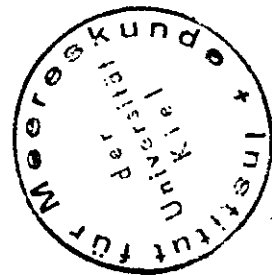
S 1055
Aus dem Institut für Meereskunde
an der Christian-Albrechts-Universität
zu Kiel

D 133

Vergleichende Untersuchungen zur
Nahrungsökologie von Heringslarven

Dissertation
zur Erlangung des Doktorgrades
der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät
der Christian-Albrechts-Universität
zu Kiel

vorgelegt von
Dietrich Schnack
aus Kiel



Kiel 1971

Referent: Professor Dr. G. Hempel

Korreferent: Prof. Dr. J. Krey

Tag der mündlichen Prüfung: 22. Mai 1871

Zum Druck genehmigt: Kiel, den 22. Mai 1871

gez. Thielheim
Dekan

Inhaltsverzeichnis

	<u>Seite</u>
1. Einleitung	1
1.1 Problemstellung	1
1.2 Fanggeräte	8
2. Larven von Herbstlaichern aus der Nordsee	12
2.1 Methode	12
2.1.1 Materialsammlung	12
2.1.2 Auswertungsmethoden	13
2.2 Fangergebnisse	16
2.2.1 Längenverteilung und Wachstum	16
2.2.2 Fangvariation	17
2.2.3 Vertikalverteilung	20
2.3 Nahrung der Heringslarven	25
2.3.1 Erhaltungszustand der Nahrungsorganismen im Larvendarm	25
2.3.2 Mittlerer Darminhalt am Tage	27
2.3.3 Zeitliche und vertikale Unterschiede	31
2.3.3.1 Vergleich der Wachstumstermine	31
2.3.3.2 Vergleich von Tageszeiten und Tiefenstufen (Dauerstation)	33
2.3.4 Durchgangsgeschwindigkeit der Nahrung durch den Darm	36
2.4 Abschätzung und Diskussion der Aufnahmerate und des Bedarfs an Nahrung	43
3. Larven von Frühjahrslaichern aus der Schlei	49
3.1 Methoden	50
3.1.1 Materialsammlung	50
3.1.2 Auswertungsmethoden (Heringslarven)	51
3.1.3 Auswertungsmethoden (Wirbellosen-Plankton)	52
3.2 Verteilung der Heringslarven	54
3.2.1 Zeitliches und regionales Auftreten der Larven	54
3.2.2 Vertikalverteilung der Larven	59

3.3 Wachstum	68
3.4 Planktonangebot	71
3.4.1 Planktonzusammensetzung (Individuenzahl)	72
3.4.2 Längen-Gewichts-Beziehungen von Plankton- tieren	78
3.4.3 Planktonzusammensetzung (Biomasse)	80
3.5 Nahrung der Heringslarven	83
3.5.1 Ergebnisse der Untersuchungsfahrt am 28.5.1969	84
3.5.1.1 Nahrungsmenge und -zusammensetzung (allgemein)	84
3.5.1.2 Regionale und vertikale Verände- rungen	86
3.5.1.3 Aufnahmeintensität in Abhängig- keit von der Nahrungskonzentra- tion	89
3.5.2 Ergebnisse der Untersuchungsfahrt an 11./12.6.1969	91
3.5.2.1 Nahrungsmenge	91
3.5.2.2 Nahrungszusammensetzung	92
3.5.2.3 Nahrungsauswahl	94
3.5.2.4 Aufnahme in Abhängigkeit vom Angebot	95
4. Zur Kondition der Heringslarven	97
5. Schlußbetrachtung	101
6. Zusammenfassung	105
7. Literaturverzeichnis	111
8. Anhang	

1. Einleitung

1.1 Problemstellung

Starke Fluktuationen in der Nachwuchsziffer der Heringspopulationen stellen sowohl ein wirtschaftlich wichtiges als auch ökologisch interessantes Problem dar. Die möglichen Gründe solcher für viele marine Fischarten charakteristischen Jahrgangsschwankungen wurden von einer Reihe Autoren diskutiert (z.B. RICKER, 1954; GULLAND, 1965; HEMPEL, 1963; 1965; CUSHING, 1967; DRAGESUND, 1970). Da sich nur selten eine Abhängigkeit der Rekrutenzahl vom Laichpotential eines Bestandes erkennen läßt, stehen zwei Fragen im Vordergrund: Zu welcher Zeit innerhalb der Entwicklung eines Jahrganges ist dessen endgültige Stärke, wie sie im befischten Bestand in Erscheinung tritt, weitgehend bestimmt? Und welche Faktoren üben in den vorhergehenden Entwicklungsphasen den größten Einfluß auf die Populationsdynamik des Bestandes aus?

Nach den Untersuchungen von RUNNSTRØM (1941), PARRISH et al. (1959), BAXTER (1968), HEMPEL & HEMPEL (1968) sowie DRAGESUND & NAKKEN (1970) liegt im allgemeinen nur eine geringe Mortalität der Eier vor, bedingt durch abiotische oder endogene Faktoren (meist 4-12 %). LEA (1930), RUNNSTRØM (1941) und andere Autoren weisen aber darauf hin, daß die Zahl abgestorbener Eier in besonders dicken Laichklumpen sehr hoch sein kann (bis zu 80 %). TAYLOR (1968) und GALINKA (1968) berichten (für den Pazifischen Hering) außerdem von einer Verminderung des Anteils lebensfähiger Larven mit zunehmender Anzahl übereinander liegender Eischichten. Während der Inkubationszeit kann nach HEMPEL & HEMPEL und DRAGESUND & NAKKEN ein weiterer erheblicher Verlust durch Gadiden entstehen, die den Heringslaich in großen Mengen aufnehmen. Für den Zeitraum vom Laichen bis kurz nach dem Schlüpfen berechneten DRAGESUND & NAKKEN für zwei verschiedene Jahrgänge jeweils eine Reduktion der Anzahl um mehr als 95 %. In diesem Wert ist außer dem Räubereffekt auch der Verlust beim oder kurz nach dem Schlüpfen enthalten.

Von HJORT (1926) wurde das Ende des Dottersackstadiums, d.h. der Übergang zur aktiven Nahrungsaufnahme, als besonders gefährdete Phase hervorgehoben. Eine Reihe von Autoren diskutierten diese These z.T. kritisierend (z.B. MARR, 1956; FARRIS, 1960). Die experimentellen Ergebnisse von ROSENTHAL - geringe Schwimmleistung und kleines Sehfeld der jungen Larven - unterstützen die Annahme einer stärkeren Gefährdung dieser Stadien gegenüber den älteren Larven bei mangelhaftem Nahrungsangebot ROSENTHAL & HEMPEL, 1970). Für Larven des Norweger Herings kalkulierten DRAGESUND & NAKKEN die Mortalität zwischen den Längen 10 und 12 mm auf 94 %.

Diese hohen Anfangsverluste sind wahrscheinlich für alle Jahrgänge ähnlich oder führen in einem gewissen Grad zu einer dichteabhängigen Regulation (vgl. GULLAND, 1965), während die vom Laichbestand unabhängigen Jahrgangsschwankungen offenbar vorwiegend durch die Aufwuchsbedingungen der Larven bestimmt werden (z.B. CUSHING, 1968). Eine klare Abhängigkeit der Jahrgangsstärke adulter Heringe von der Anzahl junger Larven konnte nämlich bisher noch nicht nachgewiesen werden, dagegen zeigen z.B. in den Untersuchungen von DRAGESUND (1970) die Jahrgangsstärke von etwa 6 Monate alten Jungfischen eine gute Korrelation zur entsprechenden Jahrgangsstärke bei Eintritt der Geschlechtsreife. Viele Autoren messen dem Nahrungsangebot während der planktischen Phase eine hervorragende Bedeutung für den Erfolg eines Jahrganges bei. Für Heringe wie für Dorsche häufig untersuchte Beziehungen zwischen der Rekrutenzahl und abiotischen Faktoren während der frühen Entwicklungsphasen (z.B. Temperatur auf dem Laichplatz oder während der Larvenentwicklung sowie Larvenverdriftung) werden meist auf einen kausalen Zusammenhang mit den Ernährungsbedingungen für die Larven zurückgeführt. (MIELCK, 1929, HILL & LEE, 1957; WIBORG, 1957; CORLETT, 1965; STEVENSON, 1962; SAVILLE, 1965; POSTUMA, 1968; DRAGESUND, 1970 u.a.) Die Beurteilung der Planktonumgebung hinsichtlich ihres Wertes als Ernährungsgrundlage für die Fischlarven kann also für das Verständnis von Jahrgangsschwankungen eine wichtige Rolle spielen. Voraussetzungen für eine solche Beurteilung sind genaue Kenntnisse über die Nahrung der Larven, über Aufnahmeraten und Ausnutzung des Angebotes sowie über den Nahrungsbedarf.

Über die Nahrung von Heringslarven liegt bereits eine große Zahl von Untersuchungen vor. Nach einigen sehr frühen Hinweisen z.B. bei SUNDEVALL (1855), LINDSTRØM (1866), BOECK (1871) und MEYER (1878) gaben LEBOUR (1921 und 1924) HARDY (1924) und MIELCK (1925) die ersten ausführlichen Darstellungen, die sich jeweils auf eine große Zahl von Darmuntersuchungen an Heringslarven aus dem westlichen Englischen Kanal bzw. der südlichen Nordsee und dem östlichen Englischen Kanal sowie der nördlichen zentralen Nordsee beziehen. Diese Autoren stellten fest, daß die Heringslarven gegen Ende des Dottersackstadiums mit der aktiven Nahrungsaufnahme beginnen. Als Beute werden dann vorwiegend kleine Organismen: - Phytoplanktonzellen, Molluskenlarven und Jugendstadien von Copepoden - aufgenommen. Die Bedeutung des Phytoplanktons nimmt mit der Größe der Larven rasch ab; bei etwas älteren Tieren besteht die Nahrung vorwiegend aus kleinen Copepoden und deren Jugendstadien. Die Ergebnisse der einzelnen Untersuchungen unterscheiden sich etwas bezüglich der vorherrschenden Beuteorganismen in den Larvendärmen, worin sich im wesentlichen das unterschiedliche Planktonangebot widerspiegelt. Eine nicht durch die Größe der Beute bedingte negative Selektion wird von Hardy bei den etwas älteren Larven nur gegenüber Phytoplankton angenommen. Auch spätere Untersuchungen lassen häufig nur eine größenabhängige Auswahl der Beutetiere und eine generelle Übereinstimmung des Darminhaltes mit dem Planktonangebot erkennen (z.B. SCHACH, 1939; HÖGLUND, 1948; MARSHALL et al. 1937; HENTSCHEL, 1950). Andere Autoren weisen dagegen auf eine durch Gestalt, Struktur, Geschmack oder Bewegung der Beute gesteuerte Selektion hin (z.B. WALDMANN, 1961; BOWERS & WILLIAMSON, 1951; BLAXTER, 1965). Als auffällige Erscheinung wird in den meisten Arbeiten der besonders hohe Anteil leerer Därme vor allem bei jüngeren Larven hervorgehoben. LEBOUR (1921) versuchte diese mit einer sehr schnellen Verdauungsgeschwindigkeit bei einer durch längere Intervalle unterbrochenen Nahrungsaufnahme zu erklären, während HARDY (1924) eine Defäkation beim Fang für wahrscheinlicher hielt. BHATTACHARYYA (1957) vermutete schließlich, daß die Verwendung von nachts gefangenen Larven für die große Zahl leerer Därme ausschlaggebend ist. Dieser Autor bemerkte nämlich, wie auch

schon HÖGLUND (1948) und HENTSCHEL (1950), eine Abnahme der Darmfüllungen während der Nacht und eine Beschränkung der Nahrungsaufnahme auf die Tagesstunden. Genauere Werte über die notwendige Lichtintensität und die somit den Larven pro Tag zur Verfügung stehende Freßzeit gibt BLAXTER (1966) an.

Aus der nächtlichen Abnahme der Copepodenzahl in den Larvendärmen schließt HENTSCHEL (1950) auf die Durchgangsgeschwindigkeit der Nahrung und gewinnt damit eine erste Vorstellung über die Aufnahmerate bei Heringslarven in See. Dieser Autor weist außerdem auf eine Periodik in der Freßintensität während des Tages hin, die in gleicher Form auch von BHATTACHARYYA (1957) und BAINBRIDGE & FORSYTH (1968) beschrieben wird.

Die meisten Untersuchungen über die Nahrung von Heringslarven beziehen sich auf die Nordsee und Gewässer um die Britischen Inseln. Es liegen aber auch Arbeiten über die Larven des Pazifischen Herings (Cl. pallasii) (z. B. MIKAMI et al. 1961), des an der Ostküste Nordamerikas laichenden Herings (z. B. SHERMAN & HONEY, 1968), des Atlanto-Scandischen Herings (BJØRKE, 1968; RUDAKOVA, 1968) und von Heringen aus verschiedenen Gebieten der Ostsee vor: Golf von Riga - LISIVNENKO, 1961, Greifswalder Bodden - WALDMANN, 1961, Kattegatt - HÖGLUND, 1948. Außer diesen Untersuchungen an seegefangenen Larven liegen zahlreiche Beobachtungen aus Zuchtexperimenten vor.

Aufgrund der Schwierigkeit, über die Beschreibung eines Zustandsbildes hinaus, auch die Aufnahmerate und den Nahrungsbedarf zu erfassen, liegen bisher nur wenige Versuche vor, das erforderliche Nahrungsangebot abzuschätzen und eine bestimmte Planktonsituation bezüglich der Ernährung von Heringslarven genauer zu beurteilen. Einige Autoren haben sich diesem Problem für Larven im Aquarium und in See von jeweils unterschiedlichen Seiten genähert:

Die erforderliche Nahrungsdichte für junge Larven von Cl. pallasii zum Beginn der aktiven Nahrungsaufnahme gibt NIKITINSKAYA (1958) aufgrund von Zuchtexperimenten mit 20 000 Organismen pro m³ Wasser bzw. 20-50 mg Biomasse pro m³ an. BLAXTER (1966) benutzte experimentell ermittelte Werte über Sehweite und Schwimgeschwindigkeit von Larven bestimmter

Größe, um ihre Suchleistung pro Tag zu berechnen. Den Energiebedarf kalkuliert dieser Autor aus Wachstumsdaten für Heringslarven im Clyde und dem Stoffwechselbedarf, experimentell aus dem O_2 -Verbrauch der Larven bestimmt. Aus Suchleistung und Energiebedarf läßt sich eine Vorstellung über das pro Larve ständig erforderliche Nahrungsangebot gewinnen. ROSENTHAL (1969) untersuchte die Durchgangsgeschwindigkeit der Nahrung bei 10-14 mm-Larven im Aquarium. Mit Hilfe der täglich zur Verfügung stehenden Freßzeit kalkulierte er dann die Aufnahmerate und schloß daraus auf den täglichen Nahrungsbedarf, ausgedrückt in Anzahl Nauplien.

Das Planktonangebot im Greifswalder Bodden versucht WALDMANN (1961) anhand der Organismenzahl in den Larvendärmen und im Plankton sowie aufgrund der Larvenkonzentration zu beurteilen. Ein indirektes Beurteilungsmaß für das Planktonangebot finden LISHEV et al. (1961) in der Anzahl junger Larven des im Golf von Riga laichenden Herings, für die sie eine positive Korrelation mit der Konzentration an Nahrungsorganismen beschreiben. Für Schollenlarven zeigt SHELBOURNE (1957) einen Zusammenhang zwischen der Kondition der Larven (Gewicht pro Länge³) und dem Planktonangebot. Versuche, den Konditionsfaktor bei Heringslarven als Maß für den Ernährungszustand durch Vergleich mit dem entsprechenden Planktonangebot zu bestätigen, lieferten bisher widersprüchliche Ergebnisse; es zeigten sich z.T. sogar negative Korrelationen (z.B. BLAXTER, 1968).

Ziel der vorliegenden Untersuchung war es nun,

- 1) die Nahrungsaufnahme und die Kondition von Heringslarven aus zwei sehr unterschiedlichen Aufwuchsgebieten - der Nordsee und der Ostseeförde "Schlei" - miteinander zu vergleichen, wobei die "Nordseelarven" im Herbst, die "Schleilarven" im Frühjahr geschlüpft waren;
- 2) zur Beurteilung der Ernährungsbedingungen gleichzeitig Nahrungsaufnahme und -bedarf soweit wie möglich aus direkten Untersuchungen an den seegefangenen Larven zu erfassen;

- 3) die Ausnutzung eines Angebotes in Abhängigkeit von seiner qualitativen und quantitativen Zusammensetzung darzustellen, unter Berücksichtigung von Selektion und unterschiedlicher Verdaubarkeit verschiedener Beuteorganismen sowie in Abhängigkeit vom Verhalten der Larven und von abiotischen Faktoren und
- 4) den Konditionsfaktor als Maß für den Ernährungszustand der Larven zu prüfen.

Die Anregung zu dieser Arbeit erhielt ich von Herrn Professor Dr. G. HEMPEL, Kiel. Ihm verdanke ich auch das Larvenmaterial aus der Nordsee. Dies war für mich besonders wertvoll, da auf mehreren Fahrten des F.F.S. "Anton Dohrn", an denen ich selbst teilnehmen durfte, nicht die erforderliche Larvenkonzentration angetroffen wurde.

Die Arbeit wurde in der fischereibiologischen Abteilung des Instituts für Meereskunde an der Universität Kiel durchgeführt. Für die Materialsammlung stand mir der instituts-eigene Forschungskutter "Hermann Wattenberg" zur Verfügung. Dabei war mir die sehr verständnisvolle Unterstützung durch Kapitän und Mannschaft eine unersetzliche Hilfe. Auch allen Fahrtbegleitern, die durch ihren Arbeitseinsatz eine sinnvolle Probennahme in der zur Verfügung stehenden Zeit erst ermöglichen, gilt mein herzlicher Dank.

Der planktologischen Abteilung des Instituts, insbesondere Herrn Dr. LENZ, danke ich für gerätemäßige Unterstützung und Beratung. Den Herren Dr. KRIEPPLE vom Wetteramt Schleswig und Regierungsbaulingenieur RUPP vom Wasser- und Schifffahrtsamt Kiel verdanke ich Klimawerte und Pegelaufzeichnungen für die Schlei. Finanzielle Unterstützung durch die Deutsche Forschungsgemeinschaft ermöglichte es, einfache, aber zeitraubende Sortierarbeiten z.T. an studentische Hilfskräfte zu vergeben. Das Zeichnen der Abbildungen übernahm Herr LÜBKE mit großer Sorgfalt.

Viele Anregungen bei einzelnen Problemen in dieser Arbeit ergaben sich aus dem Gedankenaustausch mit Assistenten und Kondoktoranden. Vor allem danke ich Herrn Dr. WEIKERT für häufige, interessante Diskussionen.

Mein besonders herzlicher Dank gilt jedoch meinem Doktorvater, Herrn Professor Dr. G. HEMPEL. Das Vertrauen, welches er mir bei der selbständigen Planung und Gestaltung der Arbeit entgegenbrachte, stellte für mich einen besonderen Anreiz dar. Sein Interesse am Fortgang der Untersuchungen, die anregenden Gespräche und die sehr konstruktive Kritik waren mir eine große Hilfe bei der Durchführung der Arbeit.

1.2 Fanggeräte

Entsprechend der vorliegenden Zielsetzung ist es erforderlich, nicht nur eine genügende Anzahl von Heringslarven zu fangen, sondern auch die Längenzusammensetzung einer Larvenpopulation möglichst genau zu erfassen und eine Vorstellung über ihre Konzentration zu erhalten. Das setzt ein Fanggerät voraus, mit dem alle Larvengrößen quantitativ befischt werden können.

BRIDGER (1956 und 1957) vergleicht eine Reihe verschiedener Netze anhand von Fangdaten anderer Autoren und eigener Ergebnisse. In älteren Untersuchungen über die Verbreitung von Fischlarven wurden meist langsam geschleppte Geräte eingesetzt (Helgoländer Larvennetz, Ringtrawl, Petersen Jungfischtrawl). Diese sind für quantitative Aussagen ungeeignet, wie BRIDGER an den deutlichen tageszeitlichen Unterschieden zwischen den Fängen zeigt. Als Grund für diese Unterschiede nimmt er vor allem eine Flucht größerer Larven vor dem Gerät am Tage an. Andere mögliche Gründe lassen sich nach bestimmten Fangergebnissen ausschließen.

Den von GEHRINGER (1952) entwickelten Gulf III hält BRIDGER (1957) für das beste Gerät zum Fang von Heringslarven. Es erfüllt die vier von ihm hervorgehobenen Forderungen:

- 1) Einsatz bei hoher Schleppgeschwindigkeit
- 2) kein Schleppdraht vor der Einstromöffnung
- 3) Filtration einer ausreichend großen Wassermenge pro Hol
- 4) Befischung der gesamten Wassersäule bis nahe an den Grund.

Im Rahmen eines vom Internationalen Rat für Meeresforschung (ICES) aufgestellten Programms zur Erfassung der Heringsbrut in der Nordsee wird der Gulf III heute in etwas modifizierter Form als Standardgerät eingesetzt. Das von HEMPEL (1960) in Deutschland unter dem Namen "Hai" eingeführte, nach holländischem Vorbild ein wenig abgewandelte Modell eines Gulf III hat im Laufe der Zeit weitere Veränderungen bezüglich Trossenaufhängung und Ausformung des Frontteiles mit der Einstromöffnung erfahren (vgl. NELLEN & HEMPEL, 1969). Für die vorliegende Untersuchung wurde das Nordseematerial mit einem von KINZER gebauten Modell gefangen, das statt mit einer

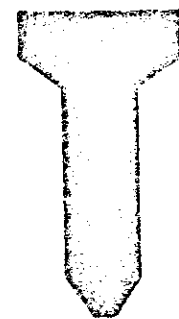
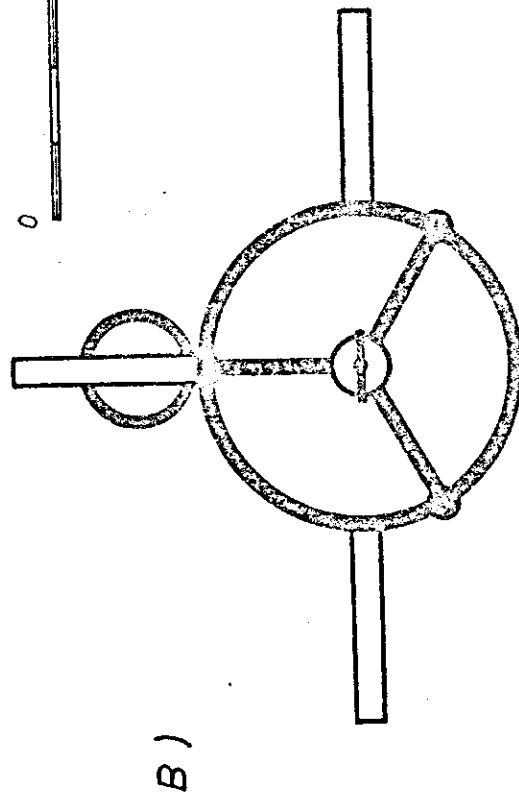
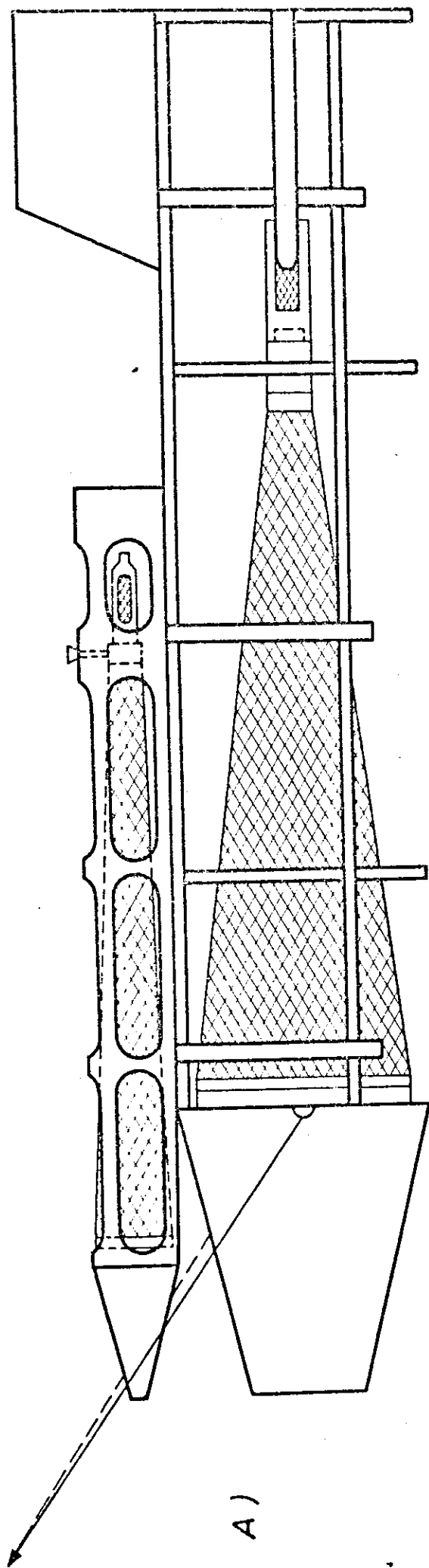


Abb. 1: Fängeräte - A) "Nackthai" mit "Baby-Hai" (Seitenansicht), B) Hinteres Querprofil - C u. D) zwei "Hai"-Typen (Aufsicht, schematisch).

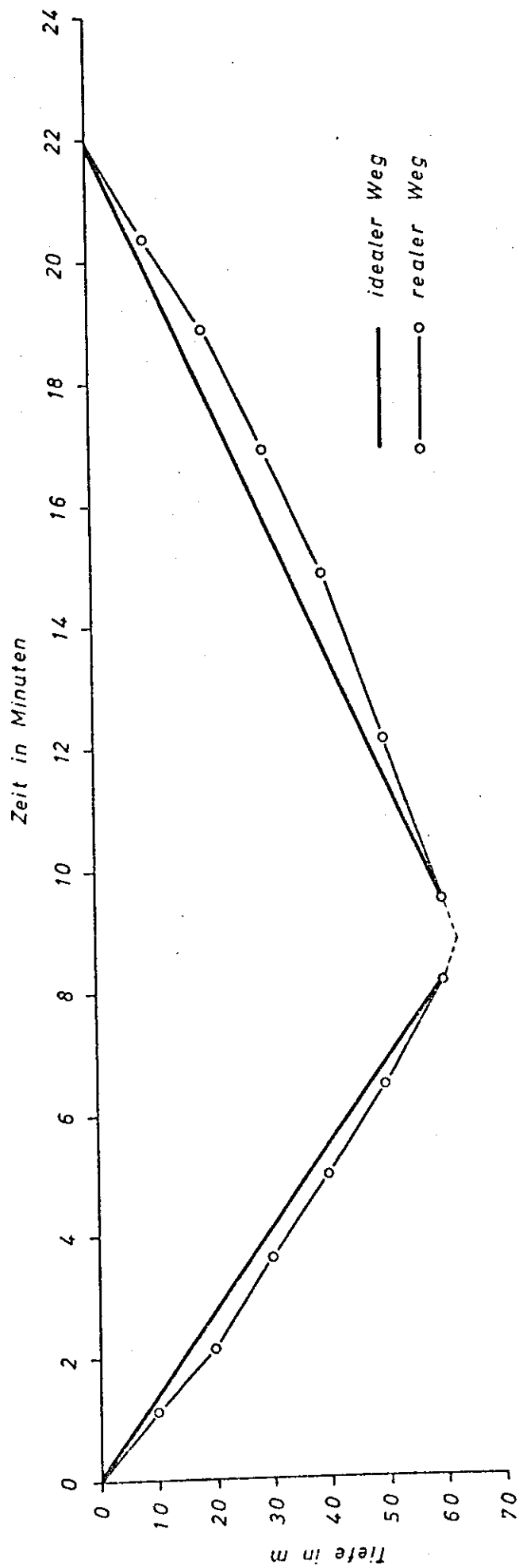


Abb. 2: Zeitliche Veränderung der Tiefeneinstellung des Hais beim Schräghol
 o—o mittlerer Kurvenverlauf aus 5 Tiefenschreiberaufzeichnungen
 — idealer Weg (gleichmäßiger Aufenthalt in allen Tiefenstufen)

Tabelle 1: Unterschiedliche Befischung der verschiedenen Tiefenzonen beim Schräghol. (Aufenthaltsdauer in % der Gesamtzeit eines Fanges; entspr. Abb. 2)

Tiefenzone (m)	Aufenthaltsdauer %		Differenz (%)	
	a) real	b) ideal	$\frac{a-b}{b}$	100
0 - 10	12,3	15,65	-	21
10 - 20	11,4	"	-	27
20 - 30	15,8	"	+	1
30 - 40	15,3	"	-	2
40 - 50	19,2	"	+	23
50 - 60	19,9	"	+	27
	<hr/> 93,9*	<hr/> 93,9*		

* 60 - 70 m-Zone nicht berücksichtigt, da unvollständig befischt.

Die Fangzeit im Bereich 0-10 m beträgt nur etwa 60 % der Zeit im 50-60 m-Bereich. Bei inhomogener Verteilung der Larven (z.B. BRIDGER, 1957; WOOD, 1968; ZIJLSTRA, 1970) kann bereits hierdurch ein Fehler in die Gesamtlarvenzahl eingehen; weitere Unsicherheitsfaktoren werden in Kap. 2.2.2 betrachtet. Bei größenabhängigem Verhalten der Larven bezüglich ihrer vertikalen Einstellung (BRIDGER, 1957; COLTON et al., 1961) wird auch die Längenzusammensetzung durch eine ungleichmäßige Befischung der Wassersäule beeinflusst. Dies kann zu einer Unsicherheit bei der Abschätzung des Wachstums aus einem Vergleich der Längenzusammensetzung zeitlich getrennter Fänge führen. Die Voraussetzungen zur Vermeidung solcher Fehler werden in Kap. 2.2.2 genauer erkennbar und dort kurz angeführt.

Das Nahrungsplankton der Heringslarven wird vom Hai (bzw. Nackthai) mit seinem Netz von 400 u (bzw. 300 u) Maschenweite nicht quantitativ erfaßt. Um dies zu erreichen, wurde er in Anlehnung an den "Multi-Purpose-Plankton-Sampler" von BEVERTON & TUNGATE (1967) mit einem kleinen Zusatzgerät, dem "Baby-Hai", ausgerüstet. Im Prinzip stellt dies Gerät einen stark verkleinerten Nackthai dar (Abb. 1). Das Gestell, in welchem das Netz eingespannt ist, wurde aus einem Plastikrohr mit 16 cm Durchmesser und einer Länge von 140 cm hergestellt.

Durch Ausschneiden großer Fenster blieben um die Netzfläche herum nur noch schmale Längsstege und einige Querverbindungen erhalten. Ein austauschbarer Kegelaufsatz verjüngt die Einstromöffnung auf 3 bzw. 5 cm Durchmesser. Das kegelstumpfförmige Netz mit einer Maschenweite von $55\ \mu$ ist 100 cm lang, sein größter Durchmesser beträgt 14 cm, der kleinste 6 cm. An diesem Ende schließt sich ein auswechselbarer Becher mit Gaze-fenstern und Auslaufhahn an. Die filtrierende Netzfläche ist etwa 400 mal so groß wie die Einstromöffnung (bei 3 cm Durchmesser); für die offene Netzfläche liegt das Verhältnis etwa bei 150/1. Im Vergleich dazu betragen für den Nackthai die Quotienten aus der gesamten Netzfläche bzw. aus der offenen Netzfläche zur Einstromöffnung etwa 16 bzw. 7. Die im Vergleich zur Netzfläche besonders kleine Einstromöffnung beim Baby-Hai konnte selbst bei einem extrem hohen Phytoplanktonangebot in der Schlei ein vorzeitiges Verstopfen des Netzes verhindern.

Bei genügend hoher Konzentration an Heringslarven ist der Baby-Hai auch als quantitatives Fanggerät für diese Tiere zu verwenden. SAVILLE & MCKAY (1970) zeigen, daß bei ausreichender Filtrationsfläche die Fangleistung nicht von der Größe der Einstromöffnung abhängt. Ihre Testergebnisse beziehen sich sowohl auf kleine als auch größere Heringslarven (über 15 mm) und auf Einstromöffnungen mit einem Durchmesser zwischen 36 und 2,5 cm.

Der Baby-Hai wurde so auf den Nackthai montiert, daß beide Einstromöffnungen in einer Ebene senkrecht übereinander lagen. Eine gegenseitige Beeinflussung der beiden Geräte war somit ebensowenig möglich wie eine Störung durch den beidseitig im Anschluß an den Einstromkegel des Nackthais befestigten Schleppdraht. Da beide Geräte nicht horizontal nebeneinander angeordnet werden konnten, befischten sie nicht genau den gleichen Tiefenhorizont. Der Abstand der Mittelpunkte beider Einstromöffnungen betrug aber nur 30 cm, so daß erst bei einem extrem starken vertikalen Gradienten sowohl in der Larvenzahl als auch im Plankton das mit dem Baby-Hai erfaßte Nahrungsangebot nicht mehr direkt mit der Nahrungsaufnahme der im Nackthai gefangenen Larven vergleichbar ist. Bei symmetrischer Anbringung von zwei Baby-Haien wäre auch eine seitliche Anordnung möglich.

2. Larven von Herbstlaichern aus der Nordsee

Seit 1964 führt das F.F.S. "Anton Dohrn" in jedem Herbst eine Fahrt in die nordwestliche Nordsee zur Erfassung der Heringsbrut durch. Als Standard-Fanggerät wird dabei der in Kap. 1.2 erwähnte Hai eingesetzt. Neben der Hauptaufgabe, die Larvenhäufigkeit in einem bestimmten Gebiet zu erfassen, sollen diese Fahrten, soweit möglich, Aufschluß über Wachstum, Sterblichkeit, Vertikalverteilung der Larven sowie Fängigkeit der Geräte geben. Im Herbst 1969 wurde außerdem ein erster Versuch zur gleichzeitigen Erfassung des Nahrungsangebotes mittels des in Kap. 1.2 beschriebenen Baby-Hais unternommen.

Die Möglichkeit, zusätzliche Probleme dieser Art zu untersuchen, ist allerdings - bei den vorher festzulegenden Fahrtterminen - sehr von einem zufälligen Antreffen genügend hoher Larvenkonzentration abhängig. Im Herbst 1965 lag zum Beispiel eine günstige Situation zur Bestimmung des Wachstums und der Vertikalverteilung der Larven vor (s. unten). In Ergänzung zu diesen Daten empfahl es sich, an diesem Material die Menge und Zusammensetzung der Darminhalte zu untersuchen, um auf diese Weise Wachstum und Nahrung zu korrelieren. Kontinuierliche Tag- und Nachtfänge auf einer Dauerstation versprachen Informationen über die Durchgangsgeschwindigkeit der Nahrung durch die Larvendärme, die zur Bestimmung der täglichen Nahrungsaufnahme erforderlich sind.

2.1 Methode

2.1.1 Materialsammlung

Für die vorliegende Untersuchung benutzte Larven wurden auf der 90. Reise des F.F.S. "Anton Dohrn", vom 15. bis 28.9. 1965, gefangen. Das aufgenommene Gebiet liegt südöstlich von Aberdeen, zwischen $56^{\circ}30'$ und $57^{\circ}20'$ N sowie $00^{\circ}20'$ und $01^{\circ}50'$ W. Als Fanggerät diente ein mit 400μ Gaze und einem Strommesser in der Ausstromöffnung ausgerüsteter Hai (Modell KINZER), der mit 5 kn geschleppt wurde. Die Proben wurden sofort nach dem Fang in 4 % Formaldehyd fixiert.

Im Zentrum einer Population junger Larven wurde eine Fallschirmboje ausgesetzt, mit dem Schirm in 20 m Tiefe. Durch acht sternförmige, bei der Boje zusammenlaufende Schnitte wurde die Larvenverbreitung mit Schräghols bis in 50-60 m Tiefe erfaßt. Dasselbe Gebiet konnte in einem Abstand von 5 Tagen ein zweites Mal aufgenommen werden.

Um die Variation zwischen einzelnen Haifängen zu testen, wurden im Laufe eines Nachmittags und der folgenden ersten Hälfte der Nacht 21 Schräghols von und zu einer Treibboje durchgeführt.

Zur Ermittlung der Vertikalverteilung in Abhängigkeit von der Tageszeit wurden auf einer dreitägigen Dauerstation 49 Fänge aus drei Tiefenstufen (ca. 10, 30, 60 m) gewonnen. Das Schiff schleppte den Hai tags und nachts möglichst ohne größere zeitliche Unterbrechungen jeweils 20 Minuten in der gewünschten Tiefe bei abwechselnd entgegengesetztem Kurs von und zu einer Fallschirmboje. Die benötigte Drahtlänge (30, 100, 250 m) wurde mit Hilfe des beim Schleppen sich einstellenden Drahtwinkels festgelegt. Sie stimmt mit einer später (September 1967) nach Tiefenschreiberaufzeichnungen aufgestellten Beziehung zwischen Drahtlängen und Tiefe recht gut überein: Bei den angegebenen Längen werden nach dieser Beziehung Tiefen von ungefähr 10, 30 und 70 m erreicht. Der beim Hieven und Fieren des nicht geschlossenen Hais entstehende Fangfehler kann vernachlässigt werden, da die Zeit außerhalb der gewünschten Tiefenstufe immer unter 20 % der Gesamtschleppzeit blieb.

2.1.2 Auswertungsmethoden

Aus allen Fängen wurden die Heringslarven vollständig aussortiert. Als Grundlage für die Umrechnung der Anzahlen auf einen Einheitsfang dienten sowohl die Schleppzeiten als auch die Strommesseranzeigen.

Für alle Larven liegt eine grobe Einteilung in die Größengruppen < 10 mm, 10-15 mm, > 15 mm vor. Eine genauere Bestimmung der Standardlänge (von der Schnauzenspitze bis zum Körperende ohne Flossenstrahlen) auf den unteren Millimeter

wurde für Larven aus einem bestimmten Gebiet um das Verbreitungszentrum vorgenommen ($56^{\circ}40'$ - $57^{\circ}00'$ N und $01^{\circ}10'$ - $01^{\circ}20'$ W), das aufgrund der zweimaligen Aufnahme für Wachstumsbestimmungen geeignet war. Die Messung erfolgte mit bloßem Auge oder bei schwacher Vergrößerung durch eine Stirnlupe auf einer Meßplatte mit Millimetereinteilung. Für Nahrungsuntersuchungen verwendete Larven konnten unter einem Binkularmikroskop (Präpariermikroskop) mittels Okularmikrometer auf $1/10$ mm genau gemessen werden. Bei allen Längenmessungen ist zu beachten, daß sie am fixierten Material vorgenommen wurden und eine Schrumpfung der Larven nicht berücksichtigt wurde. BLAXTER (1968) gibt für 10 mm Larven aus Zuchtexperimenten eine Verkürzung der Länge um etwa 15 % bereits nach dem Fang und zusätzlich um etwa 5 % nach dem Fixieren an. Zwischen 3 und 7 % fixierungsbedingte Schrumpfung konnte er auch bei älteren seegefangenen Larven feststellen, während STEVENSON (1962) für Clupea pallasii-Larven etwa 2 % angibt. Über fangbedingte Schrumpfung liegen für größere Larven keine Daten vor, so daß ein eventueller Einfluß auf Wachstumsdaten bei längenabhängig unterschiedlichen Werten nicht berücksichtigt werden kann.

Der Darminhalt von 14-17 mm-Larven der Dauerstation sowie von 14-15 mm- bzw. 15-17 mm-Larven der Wachstumsstationen aus der ersten bzw. zweiten Aufnahme wurde untersucht. Alle Larven mit beschädigtem Darm blieben für diese Untersuchungen unberücksichtigt.

Die Präparation erfolgte im Blockschälchen unter einem Binokular mit Unterlicht. Der gesamte Darmtrakt wurde zunächst mit Hilfe zweier Nadeln und Pinzetten von der Larve abgetrennt und dann der Länge nach geöffnet. Zur Identifikation der Nahrungsorganismen waren 50-bis 100-fache Vergrößerungen notwendig.

Seltene und schwer zu bestimmende Organismen wurden in Gruppen zusammengefaßt, häufige und leicht erkennbare Formen bis zur Gattung bestimmt. Das Untersuchungsprotokoll umfaßt weiterhin folgende Angaben über die Nahrungsorganismen: Anzahl, Lage im Darm, Verdauungsgrad und Länge. Dem Verdauungsgrad liegt folgender Beurteilungsmaßstab zugrunde:

- 0 - vollkommen frisch
- 1 - leicht angedaut
- 2 - halb vollständig verdaut
- 3 - weitgehend vollständig verdaut
- 4 - vollständig verdaut (nur noch unverdaute Reste)

Alle Längenangaben für Larven und Nahrungsorganismen beruhen auf Messungen mit einem Okularmikrometer. Die Meßgenauigkeit beträgt für Larven 0,1 mm, für Nahrungsorganismen im allgemeinen 0,03 mm.

Zur Bestimmung der von den Larven aufgenommenen Biomasse wurden die Längengewichtsbeziehungen für calanoide Copepoden der Nordsee (nach ROBERTSON, 1968) benutzt. Um auch einen Schätzwert für Nauplien und cyclopoide Copepoden (Oithona) zu erhalten, wurden die Gewichtswerte für diese Organismen aus der Schlei übernommen (Kap. 3.4.2).

Von den für Nahrungsuntersuchungen verwendeten Larven konnten die unbeschädigten Individuen zur Trockengewichtsbestimmung weiterverwendet werden. Dabei wurden Tiere ohne Darminhalt von denen mit Nahrung im Darm getrennt bearbeitet. Da die Ergebnisse zusammen mit den Werten aus der Schlei dargestellt werden, folgt eine genauere Beschreibung der Methode in Kap. 3.1.2)

2.2 Fangergebnisse

Die horizontale Verteilung und das Wachstum der Larven im Gebiet der Aberdeenbank 1965 wurde bereits von HEMPEL & SCHNACK (1968) dargestellt. Ebenso liegen Bemerkungen zur Vertikalverteilung auf der Grundlage dieses Materials vor. (SCHNACK & HEMPEL, 1968) Die Längenverteilung der Larven mit zwei deutlich ausgeprägten Häufigkeitsgipfeln (Kap. 2.2.1) läßt auf zwei Laichschübe in diesem Gebiet schließen. Mit dem Stationsnetz der ersten Aufnahme wurde die Population sehr junger Larven (≤ 10 mm) recht vollständig erfaßt (Abb. 3 B), während die älteren Larven (> 10 mm) sich offenbar bereits über ein sehr viel weiteres Gebiet zerstreut hatten, so daß kein Konzentrationsgefälle im Untersuchungsgebiet zu erkennen war (Abb. 3 A).

Die zweite Aufnahme desselben Gebietes (25.9.) konnte aus Zeitmangel auch die inzwischen weiter zerstreute Population junger Larven nicht mehr vollständig erfassen. Somit läßt sich die Larvenmortalität innerhalb dieses kurzen Zeitraumes nicht direkt bestimmen.

2.2.1 Längenverteilung und Wachstum

Aufgrund der zweimaligen Aufnahme des Gebietes ergibt sich eine Vorstellung über das Wachstum der Larven während des Untersuchungszeitraumes. Die bereits dargestellte vorläufige Längenverteilung (HEMPEL & SCHNACK, 1968) wurde hier durch weitere Längenmessungen ergänzt, so daß jetzt für einen Vergleich der Verteilungen alle nicht zu weit vom Zentrum entfernten Stationen der beiden Termine zur Verfügung stehen. Insgesamt wurden etwa 700 bzw. 800 Larven je Termin gemessen. Abb. 4 zeigt für den Zeitraum vom 20. zum 25.9. kaum eine Veränderung in der Längenzusammensetzung für die Gruppe junger Larven (< 11 mm). Der berechnete Mittelwert steigt nur um 0,02 mm (von 8,57 auf 8,59 mm). Dies mag sowohl auf fortgesetztem Zugang an frisch geschlüpften Larven als auch auf einer Reduktion des Wachstums während der kritischen Phase (Übergang zur aktiven Nahrungsaufnahme, BLAXTER & HEMPEL, 1961)

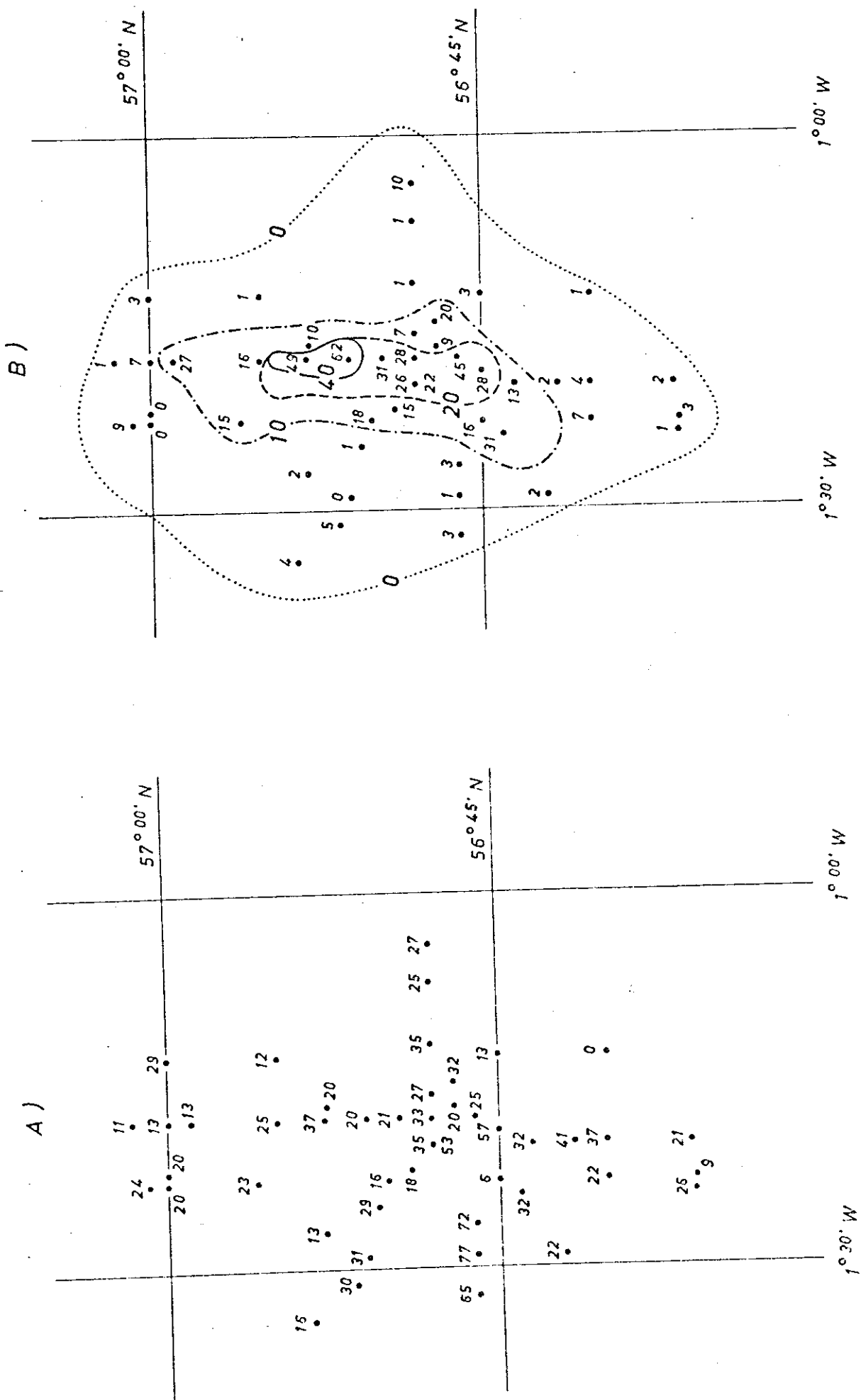


Abb. 3: Verteilung der Heringslarven im Untersuchungsgebiet der Nordsee (1965):
 Larvenzahl pro 10 Minuten Fangzeit; A) Larven > 10 mm B) Larven ≤ 10 mm.

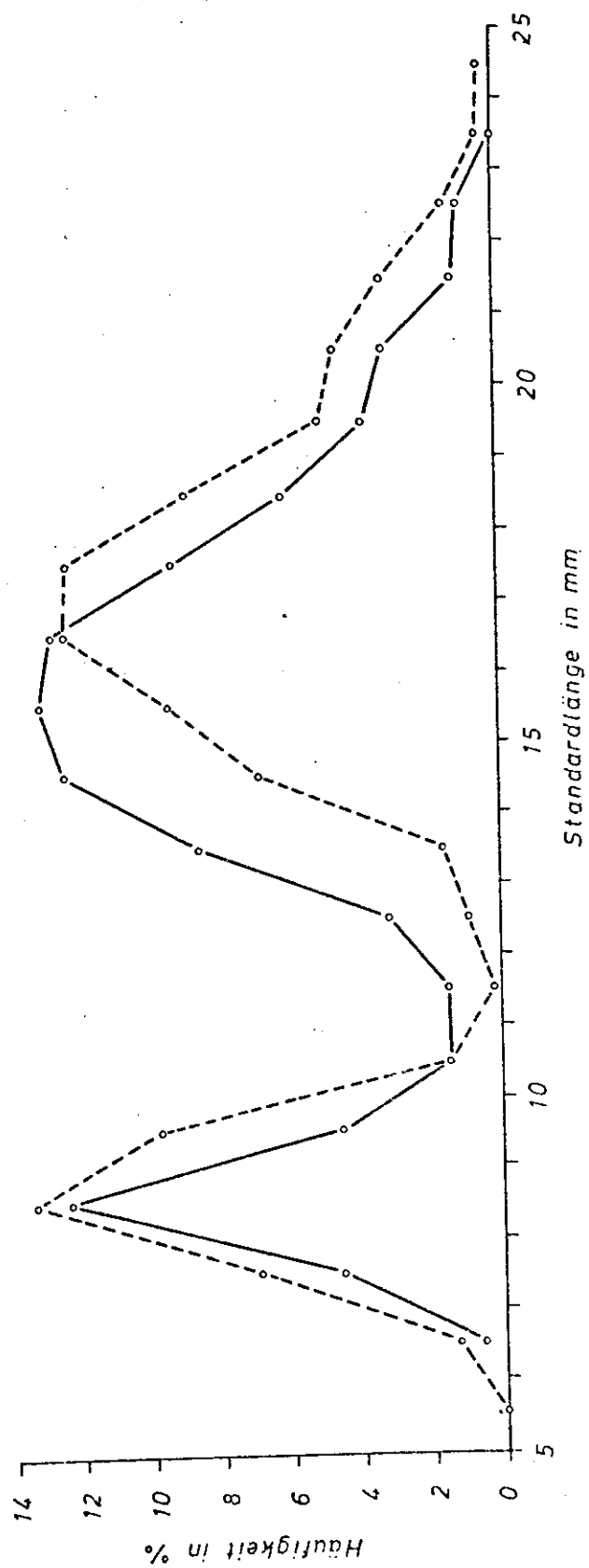


Abb. 4: Längenverteilung der Heringslarven am 20.9.1965 (—○—) und am 25.9.1965 (---○---) in der Nordsee

beruhen. Eine selektive Mortalität der Larven um 11 mm könnte hier ebenfalls den sichtbaren Zuwachs vermindert haben.

Als mittlere Längenzunahme für die Larvengruppe über 11 mm berechnen sich 1,17 mm (von 16,24 auf 17,41 mm; $n_1 = 531$, $n_2 = 536$). Daraus folgt eine Erhöhung der mittleren Körperlänge von 0,23 mm pro Tag. Dieser Wert bestätigt das vorläufige Ergebnis (0,25 mm) recht gut und steht in guter Übereinstimmung mit Angaben früherer Autoren: BÜCKMANN (1950) stellte z.B. für junge Larven der Dogger- und Down-Gruppe einen Zuwachs von 6-8 mm pro Monat fest, d.h. 0,2-0,27 mm pro Tag und HEMPEL (1960) gab für Downslarven ein Wachstum von 0,2 mm pro Tag an.

Bei der Berechnung der mittleren Längenverschiebung bleibt allerdings unsicher, wie gut diese dem realen mittleren Zuwachs entspricht. Die Bedeutung einer selektiven Sterblichkeit kleinerer Larven läßt sich kaum abschätzen. Gleichwohl deutet die Veränderung in der Längenverteilung (Abb. 4) auf einen solchen Einfluß hin, denn die Häufigkeit der kleineren Längen (in der Population > 11 mm) sinkt stärker ab als die der größeren zunimmt. Ein von selektiver Sterblichkeit erheblich weniger beeinflusster Wert läßt sich für die größten 20 Larven pro Hundert gewinnen. Für sie ergibt sich ein Längenzuwachs von 19,16 auf 20,03 mm in 5 Tagen, d.h. etwa 0,17 mm pro Tag. Aufgrund der annähernd gleichen Wachstumsgeschwindigkeit zwischen 11 und 25 mm (BÜCKMANN, 1950; BRANDHORST, 1955) wird auch der m i t t l e r e Zuwachs in der Population über 11 mm bei etwa 0,17 mm pro Tag liegen. Somit ergibt sich aus dem Vergleich der Gesamtmittel der Längen eine Überschätzung des Wachstums von etwa 35 %.

2.2.2 Fangvariation

Zur Beurteilung der Ergebnisse aus den Stufenfängen der Dauerstation erschien es wertvoll, eine Vorstellung über die Vergleichbarkeit einzelner Hols zu gewinnen. Die zu diesem Zweck durchgeführten Testfänge (vgl. Kap. 2.1.1) gaben einige Hinweise darauf, welche Einflüsse bei der Interpretation der Stufenfänge zu beachten sind.

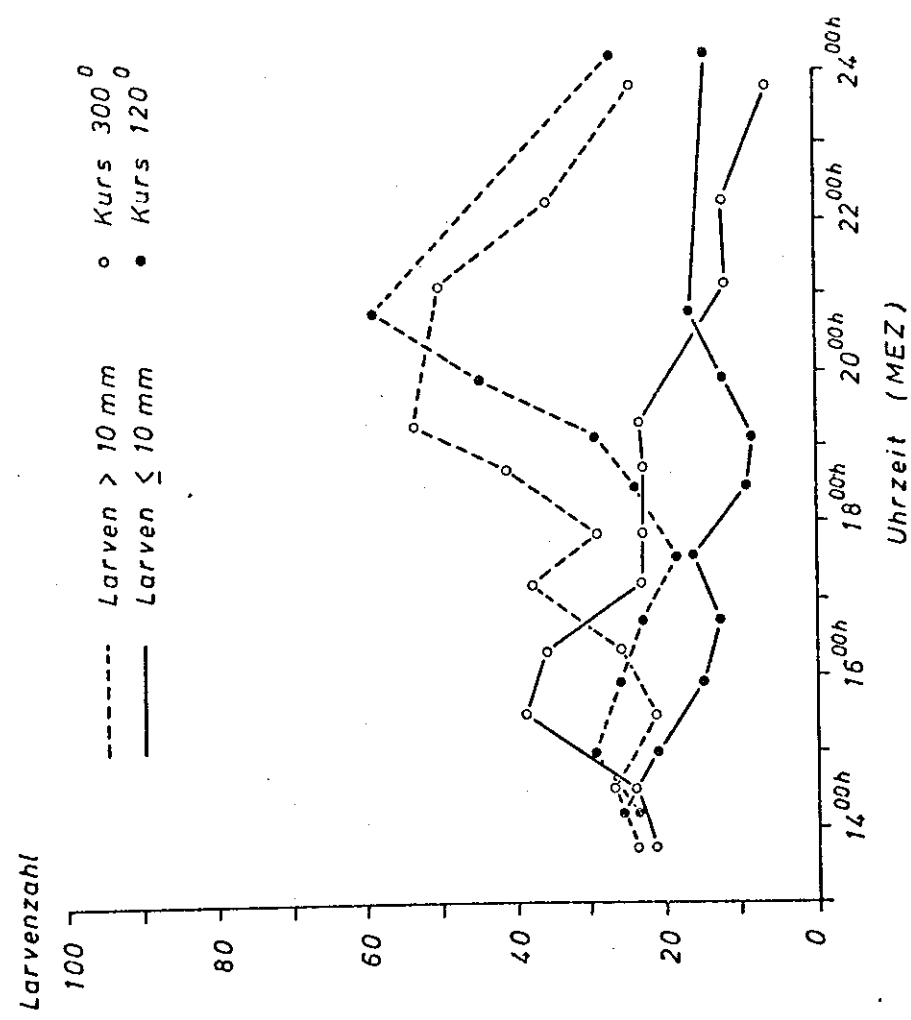
Berechnet man die Anzahl gefangener Larven auf eine einheitliche Schleppzeit, so wurden im Mittel $50,7 \pm 13,4$ Larven pro 10 Minuten gefangen. Die Standardabweichung liegt also bei 26 %; die maximale Abweichung vom Mittelwert beträgt 50 %. Eine etwas geringere Variation ergibt sich bei der Umrechnung der Fangzahlen auf eine einheitliche Umdrehungszahl des Strommessers. Pro 1000 Umdrehungen wurden im Mittel $57,4 \pm 13,2$ Larven gefangen. Die Standardabweichung beträgt hier also etwa 23 %, die maximale Abweichung vom Mittelwert 39 %. Trotz der ungünstigen Anordnung des Strommessers (der nicht den ganzen Querschnitt des Fanggerätes erfäßt) hinter dem Netz, sind einzelne Fänge, bezogen auf die Umdrehungszahl, hier offenbar besser vergleichbar als auf eine gleiche Schleppzeit umgerechnete Ergebnisse.

Die relativen Unterschiede zwischen den Hols erhöhen sich, wenn nicht die Gesamtlarvenzahl, sondern kleine (< 10 mm) und größere (> 10 mm) Larven getrennt betrachtet werden. Für die Gruppe kleiner Larven ergibt sich eine Standardabweichung von 58 % und eine maximale von 73 %; in der Gruppe größerer Larven liegen die Werte ein wenig niedriger, mit 30 % Standardabweichung und 55 % im Maximum. Die Zusammensetzung der Larven ändert sich also stärker als die Gesamtzahl, wobei in der kleinen Gruppe besonders hohe relative Differenzen auftreten.

Im folgenden soll versucht werden, methodisch bedingte und zufällige Variationen zu trennen. Beim Vergleich der Tag- und Nachtfänge ergibt sich für die Larven über 10 mm nachts eine signifikant größere Anzahl pro 1000 Umdrehungen. Für kleine Larven liegt dagegen ein Unterschied im umgekehrten Sinne vor: hier ist die Anzahl tags signifikant höher als nachts.

Abb. 5 A zeigt die Häufigkeit, für große und kleine Larven getrennt, aufgetragen gegen die Fangzeit. Während die Zahl der kleinen mit der Zeit relativ kontinuierlich abnimmt, steigt sie für die größeren zunächst an und fällt dann gegen 24⁰⁰ Uhr wieder ab. Der Anstieg bereits während des Tages und die Abnahme in der zweiten Hälfte der Nacht bei den größeren Larven sprechen nicht für eine Flucht vor dem Gerät am

A)



B)

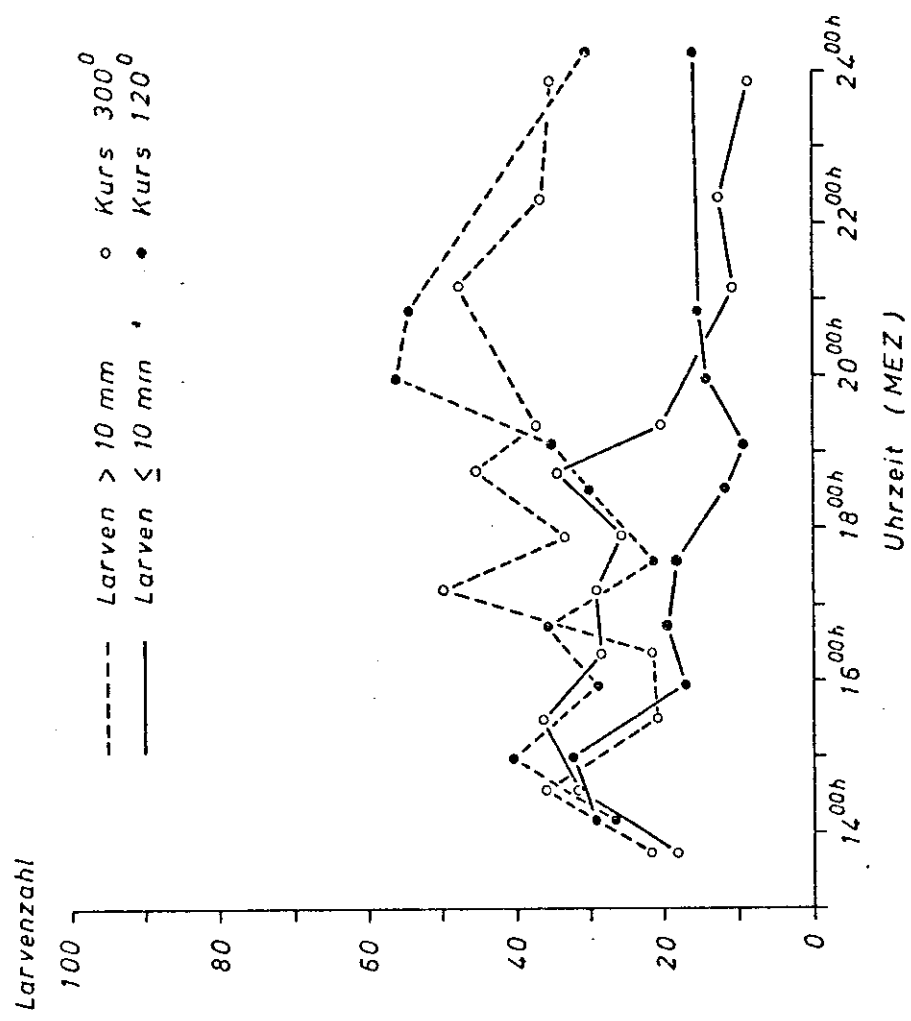


Abb. 5: Fangvariation A) Larvenzahl pro 10 min Fangzeit. B) Larvenzahl pro 1000 Umdrehungen des Strommessers

Tage, wie sie für langsam schleppende Netze beschrieben wurde (Kap. 1.2); vielmehr ist eine unterschiedliche Verdriftung von Larven und Treibboje anzunehmen.

Abb. 5 A stellt außerdem die Fangergebnisse für beide Schlepprichtungen getrennt dar. Bei der Anzahl pro 10 min zeichnet sich für große und kleine Larven eine deutliche Abhängigkeit vom Kurs ab, die sich jeweils um ca. 14³⁰ Uhr und 20³⁰ Uhr umkehrt. Da sich das Schiff in beiden Richtungen mit gleicher Geschwindigkeit relativ zum Oberflächenwasser bewegte, muß im tieferen Bereich eine gegenüber der Oberfläche veränderte Wasserströmung die tatsächliche Geschwindigkeit des Fanggerätes beeinflussen haben. Der Abstand der Umkehrpunkte von etwa 6 Stunden deutet auf einen gezeitenabhängigen Gegenstrom in der Tiefe; wie ihn z.B. DIETRICH und KALLE (1957) für küstennahe Bereiche der Nordsee unter der Sprungschicht beschreiben.

Bei den auf 1000 Umdrehungen des Strommessers umgerechneten Häufigkeiten (Abb. 5 B) verschwindet dieser klare Richtungsunterschied für die großen Larven, dagegen bleibt er für kleine Larven erhalten. Dies läßt sich mit einer ungleichmäßigen vertikalen Verteilung der Larven (vgl. Kap. 2.3.3) erklären: Je nach Kurs stellt das Tiefenwasser entsprechend der dort vorliegenden Strömung einen mehr oder weniger großen Anteil an der insgesamt pro Hol filtrierte Wassermenge. Somit müssen sich aus Fängen mit unterschiedlicher Schlepprichtung berechnete Werte für die mittlere Larvenkonzentration um so stärker unterscheiden, je mehr die Konzentration in der Tiefe vom Mittel abweicht. Die Abbildung läßt also vermuten, daß die kleinen Larven sich vorwiegend in einem von zwei strömungsmäßig unterschiedenen Tiefenbereichen aufhielten, während die größeren in beiden Bereichen ähnlich häufig waren.

In Kap. 1.2 wurde die relativ zu lange Fangzeit des Hais in den tieferen Wasserschichten bei konstanter Hiev- und Fiergeschwindigkeit hervorgehoben. Hier wird nun deutlich, daß eine Korrektur der Aufenthaltsdauer für die einzelnen Tiefenzonen allein nicht ausreicht, um eine gleichmäßige Befischung der gesamten Wassersäule zu erreichen; vielmehr müßte die Fangzeit in den einzelnen Tiefenzonen an der filtrierte Wassermenge kontrolliert werden. Bei konstanter Fangzeit für

jede Tiefe kann der Strömungseinfluß auch mit Hilfe von zwei aufeinander folgenden Hols in entgegengesetzter Schlepprichtung ausgeglichen werden.

2.2.3 Vertikalverteilung

In einer Reihe von Arbeiten werden Unterschiede in der vertikalen Einstellung von Clupeiden-Larven zwischen Tag und Nacht oder allgemein bei verschiedenem Lichtangebot auch in Abhängigkeit von der Larvengröße beschrieben (z.B. SILLIMAN, 1943; 1950; SPOONER, 1933; WOODHEAD & WOODHEAD, 1955; COLTON, 1961; STEVENSON, 1962; WOOD, 1968; ZIJLSTRA, 1970). Anhand der bei SCHNACK & HEMPEL (1968) dargestellten vorläufigen Ergebnisse für das hier benutzte Material zeigten sich ebenfalls bereits deutliche Unterschiede in der Vertikalverteilung in Abhängigkeit von Larvengröße und Tageszeit:

In Übereinstimmung mit den Beobachtungen der meisten anderen Autoren hielten sich im Mittel aller Tageszeiten die kleinen Larven in höheren Wasserschichten auf als die größeren. Während sich bei den kleinen kein deutlicher Unterschied zwischen Tag und Nacht in der Verteilung ergab, waren die Larven über 10 mm nachts offenbar gleichmäßiger über die gesamte Wassersäule verteilt als tags.

Gleichzeitig traten bei dieser Gruppe größerer Larven aber auch in der Gesamtzahl (Summe aus 3 Horizonten) tagesperiodische Unterschiede hervor. Hier, wie auch in einer Serie Schräghols, schien die signifikant höhere Zahl großer Larven in den Nachtfängen im Gegensatz zu den Ergebnissen von BRIDGER (1957) auf eine Flucht der Tiere vor dem Fanggerät am Tage zu deuten. Anhand der in Kap. 2.2.2 im e i n z e l n e n dargestellten Ergebnisse für die Schräghols zeigt sich aber, daß nicht Flucht vor dem Gerät, sondern Verdriftung einzelner Larvenpatches sowie strömungsbedingte unterschiedliche Befischung verschiedener Tiefenstufen bei ungleichmäßiger Vertikalverteilung die Fangvariationen erklären können.

Bei den hier zu betrachtenden Ergebnissen der Stufenfänge können aber auch diese beiden Fehlerquellen die tages-

zeitlichen Fangunterschiede nicht erklären, da über 3 Tage und verschiedene Schlepprichtungen gemittelt wurde und bei großen Larven ein klarer 24-Stunden-Rhythmus in der Gesamtzahl vorliegt (Abb. 6). Dagegen kann die Summe der Larvenzahl aus 3 Tiefenstufen durch Konzentration der Tiere in den nicht befischten Horizonten beeinflusst werden.

Eine Ansammlung von Heringslarven in relativ engem Tiefenbereich mit einem Maximum zwischen 10 und 20 m konnten z.B. WOOD (1968) und ZIJLSTRA (1970) bei bedecktem Himmel feststellen, während sich in der Nacht jeweils eine ausgeglichene Verteilung ergab. Wenn auch in unserem Falle - bei ständig bedecktem Himmel während der Untersuchungen - Larven tagsüber vorzugsweise in 10-20 m Tiefe standen, dann wurden sie nur zum kleinen Teil von den wahlweise in 10 und 30 m Tiefe gefahrenen Netzen gefangen. Eine solche Konzentration der Larven im Zwischenhorizont würde also relativ arme Tagfänge in den Standardhorizonten (10, 20, 60 m) bedingen.

Setzt man diese Verhältnisse voraus, dann läßt sich aus Abb. 6 und 7 ein Bild der tageszeitlichen Veränderung in der Tiefeneinstellung der Larven ableiten. Die Größengruppen 10-15 mm und über 15 mm konnten zusammengefaßt werden, da sich für beide nahezu gleiche Bilder ergaben. In den Abbildungen sind die Werte in Zeitgruppen zu je 3 Stunden zusammengefaßt, bezeichnet mit der mittleren Uhrzeit. Pro Zeitgruppe liegen 1-5, meist 2 oder 3 Fänge vor. Sonnenaufgang liegt am Ende der 6 Uhr-Zeitgruppe, Sonnenuntergang am Ende der 18 Uhr-Gruppe

Für Larven über 10 mm (Abb. 6) ergibt sich in der 3 Uhr-Gruppe die höchste Gesamtzahl und eine recht gleichmäßige Verteilung auf die drei Tiefenstufen mit leichter Bevorzugung der unteren Stufe. Mit fortschreitender Tageszeit nimmt die Gesamtzahl zunächst ab. Im Laufe des Vormittags verringert sich die Anzahl auffällig im 60 m-Horizont. In den beiden oberen Horizonten ist diese Abnahme anfangs weniger ausgeprägt, wird dann aber in der 10 m-Stufe am stärksten. Hieraus läßt sich auf eine fortschreitende Ansammlung der Larven in den oberen 30 Metern schließen, mit einer zunehmenden Einengung des bevorzugten Tiefenbereiches und seiner Annäherung an die 30 m-Stufe. Um die Mittagszeit haben die Larven offenbar ihre tiefste Tagesstellung erreicht, mit der absolut und

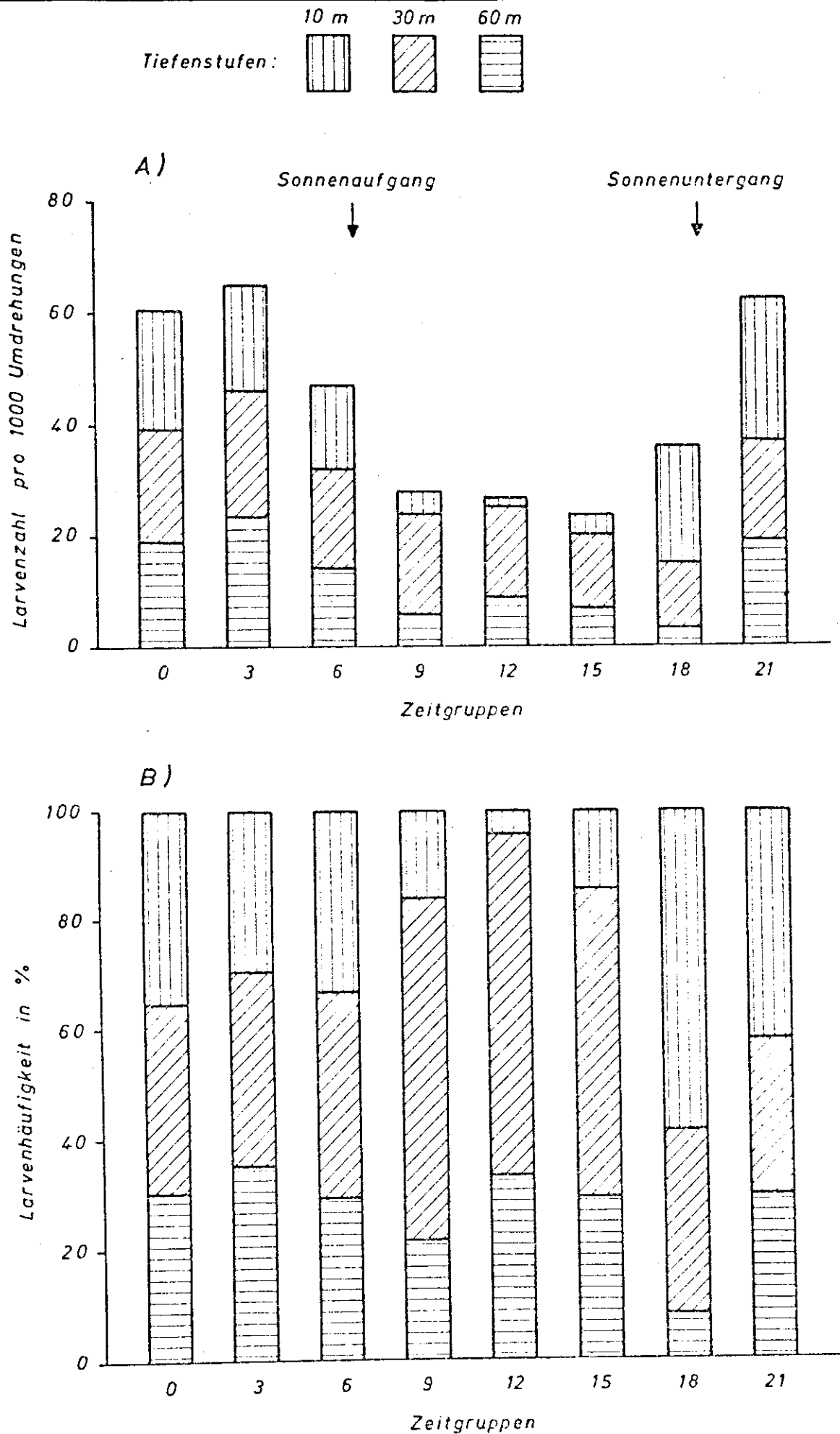


Abb. 6: Vertikalverteilung der Heringslarven über 10 mm: Vergleich der Häufigkeiten in den Tiefenstufen 10, 30, 60 m. A) absolute Anzahl, B) relativer Anteil an der Gesamtzahl aus den 3 Tiefenstufen.

relativ geringsten Larvenzahl im obersten Horizont. Nachmittags nimmt diese Zahl wieder zu, bei entsprechend gegenläufiger Veränderung in der Tiefe. Mit abnehmender Tageshelligkeit steigen die Larven also wieder auf und erreichen im Mittel ihre höchste Stellung bei Sonnenuntergang (18 Uhr-Gruppe). Mit Annäherung an die Abenddämmerung und darüber hinaus nimmt auch die Gesamtzahl wieder zu, so daß auf eine allmähliche Auflösung der Ansammlung zu schließen ist. Vor Sonnenuntergang kann die Erhöhung der Gesamtzahl allerdings allein durch einen allgemeinen Aufstieg der Larven bedingt sein, so daß sie in stärkerem Maße im 10 m-Horizont erfaßt werden. Erst nach Sonnenuntergang wächst auch die Zahl in den tiefen Stufen an, und die Unterschiede zwischen den drei Fanghorizonten gleichen sich aus.

Bei den Larven unter 10 mm Länge (Abb. 7) liegt ein nicht so einheitliches Bild vor, das aber durch ein im Prinzip gleiches tageszeitliches Verhaltensmuster entstanden sein kann. Die Gesamtzahl aus den drei Tiefenstufen ist hier in der 3 Uhr-Zeitgruppe am niedrigsten. Es ist nicht anzunehmen, daß sich die kleinen Larven im Gegensatz zu den größeren während der Nacht in einer bestimmten engen Tiefenschicht besonders konzentriert aufhalten (vgl. z.B. ZIJLSTRA, 1970); allerdings zeigt sich auch keine ganz gleichmäßige Verteilung über die gesamte Wassersäule, sondern die Häufigkeit in den Fanghorizonten nimmt mit der Tiefe ab.

Die Gesamtzahl erhöht sich im Laufe des Morgens, und zwar nur durch den Anteil auf der 10 m-Stufe bedingt, während die Zahl in der mittleren Stufe abnimmt. Dies zeigt eine Konzentration der Larven mit zunehmender Tageshelligkeit an, in einer Tiefenschicht, die vom 10 m-Fanghorizont besser erfaßt wird als dies bei den größeren Larven der Fall war. Gegen Mittag wandert dann der größte Teil aus dem oberen Horizont aus und erscheint in stärkerem Maße in der mittleren Stufe, die in der 12 Uhr-Gruppe ihren höchsten Wert erreicht hat. Nachmittags steigt diese Population junger Larven wieder auf (Zunahme der Häufigkeit im oberen, Abnahme in den beiden unteren Horizonten) und erreicht ihre höchste Stellung vor Sonnenuntergang. Im Laufe der Nacht löst sich dann die An-

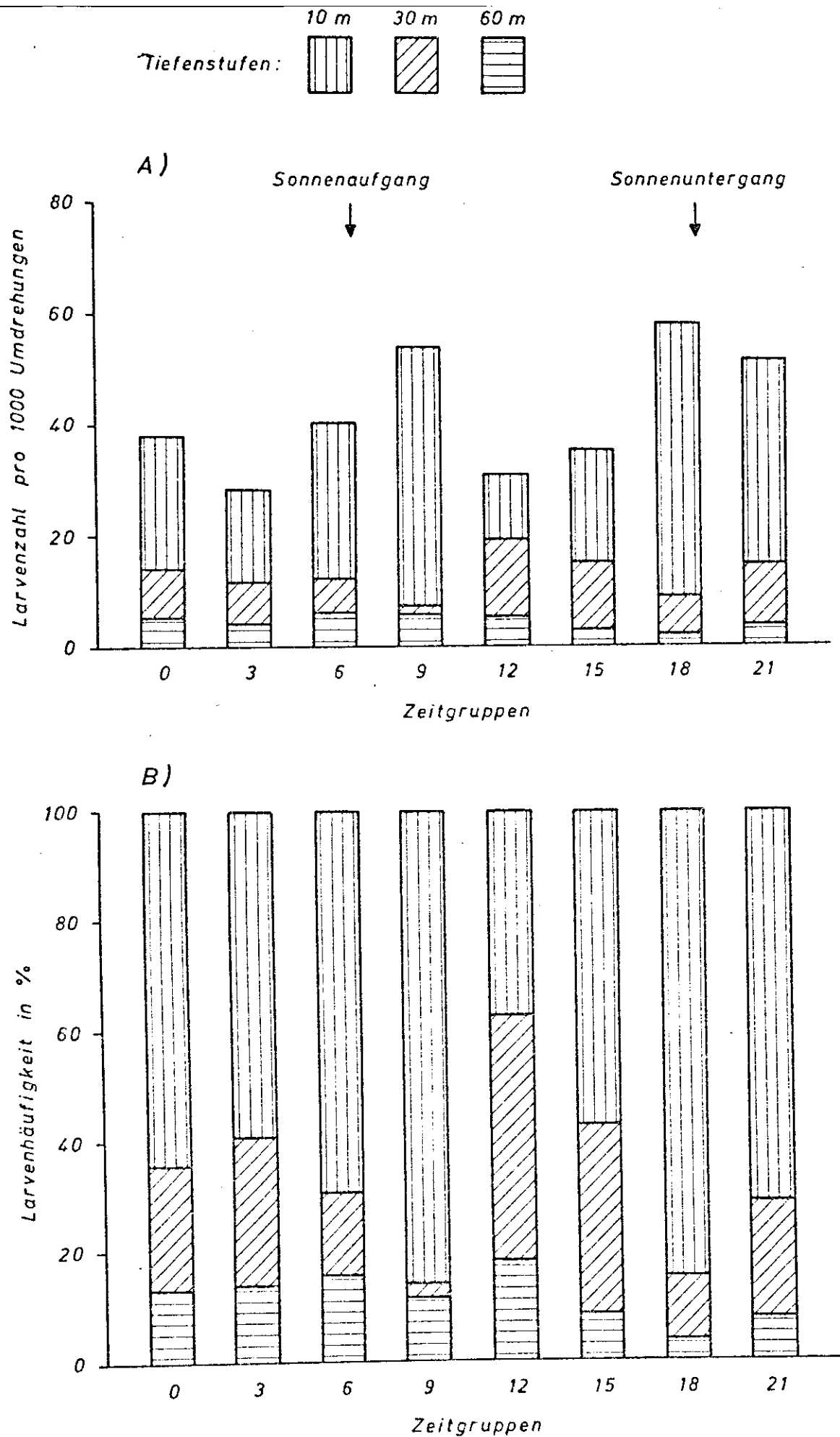


Abb. 7: Vertikalverteilung der Heringslarven unter 10 mm.
 (siehe Erklärung zu Abb.6)

Ansammlung nahe der 10 m-Stufe wahrscheinlich allmählich auf, wodurch sich die Gesamtzahl aus den 3 Fangtiefen verringert und der relative Anteil in den beiden unteren Stufen zunimmt. Die noch ungleichmäßige Verteilung in der 3 Uhr-Zeitgruppe mag eine relativ langsame Auflösung der Konzentration bei diesen kleinen Larven andeuten.

Andererseits fällt auf, daß die absolute Zahl in den beiden unteren Fangstufen von 21 Uhr an nicht zunimmt. Dies wäre aber zu erwarten, wenn sich die Larvenansammlung im oberen Horizont allmählich über die gesamte Wassersäule verteilt. Bei den größeren Larven ist diese Zunahme der absoluten Zahl z.B. zu beobachten.

Wahrscheinlich ist ein tageszeitlicher Vergleich der Häufigkeitswerte in den tieferen Fanghorizonten aus folgenden Gründen für die kleinen Larven besonders unsicher: Die Fallschirmboje ermöglicht eine Orientierung der Dauerstation an dem Wasserkörper in 20 m Tiefe. Daher werden die Fänge aus dem 10 m-Horizont relativ gut vergleichbar sein. In der Tiefe kann aber ein Gezeitengegenstrom (vgl. Kap. 2.2.2) den dort befischten Wasserkörper austauschen. Dies wird bei den kleinen Larven aufgrund des starken horizontalen Konzentrationsgefälles innerhalb eines kleinen Seegebietes (Abb. 3 B) stärker bemerkbar sein, als bei den horizontal gleichmäßiger verteilten größeren Tieren. Der Unterschied in der Fangvariation zwischen den Larvengrößen (Kap. 2.2.2) weist bereits darauf hin. Da auf der Dauerstation keine Schräghols zur Verfügung stehen, lassen sich Veränderungen in der Gesamtlarvenzahl nicht erfassen. Somit bleibt die Stärke des Häufigkeitsgipfels im oberen Tiefenbereich vor allem bei den kleinen Larven unsicher.

Die 12- und 15 Uhr-Zeitgruppen weisen eine über der in der 3 Uhr-Gruppe liegende Gesamtzahl Larven unter 10 mm (aus den 3 Fanghorizonten) auf, ohne besondere Häufigkeit in einer der Stufen. Bei tatsächlich gleicher Larvenzahl unter 1 m^2 in allen Zeitgruppen müßte man daher mittags auf eine verhältnismäßig ausgeglichene Verteilung schließen, entsprechend der für 3 Uhr anzunehmenden Situation. Dies bleibt aber wegen der unsicheren Voraussetzung fraglich. Dagegen ist für den Vormittag und Nachmittag eine eindeutige Bevorzugung des oberen Horizontes zu erkennen. Über die genaue Lage und Stärke des Häufigkeitsgipfels läßt sich allerdings auch hier nichts sagen

Abb. 8 soll das beschriebene Verhaltensmuster noch einmal für beide Größengruppen der Larven graphisch veranschaulichen. Unter Voraussetzung einer konstanten mittleren Häufigkeit bezogen auf die gesamte Wassersäule und der Möglichkeit eines Häufigkeitsgipfels zwischen 10 und 30 m sind die einzelnen Verteilungskurven durch die gefundenen Larvenzahlen in den 3 Fanghorizonten bereits weitgehend festgelegt. Die Kurve für die 3 Uhr-Zeitgruppe wurde jeweils unter Annahme einer möglichst gleichmäßigen Verteilung gezeichnet und die von ihr begrenzte Fläche als Maß für die Fläche der übrigen Kurven gewählt. Bei den Larven unter 10 mm wurde für die Zeitgruppe 12- und 15 Uhr eine Gipfelbildung angenommen, da dies sinnvoller erschien, wenn auch eine gleichmäßigere Verteilung den gegebenen Daten und Voraussetzungen ebenso gerecht würde. Wahrscheinlich führt in diesem Fall eine Unterschätzung der Gesamtzahl Larven pro m^2 zur Abflachung der Kurve.

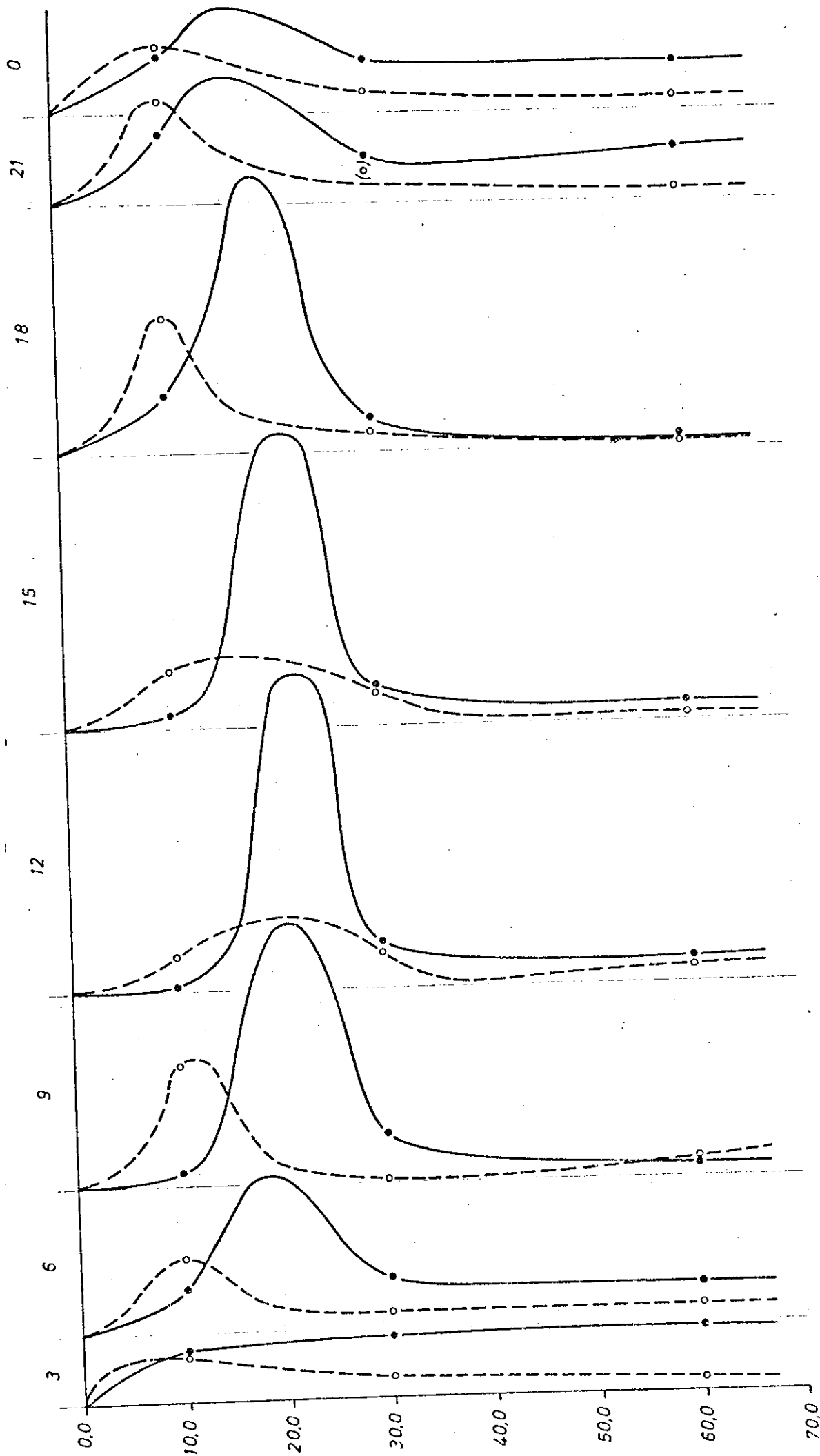


Abb. 8: Tageszeitliche Veränderungen in der Vertikaleinstellung von Heringslarven (hypothetisch).
 • Fangergebnisse für Larven > 10 mm
 ○ Fangergebnisse für Larven ≤ 10 mm
 Maßstab: 20 40
 Larven/1000 Umdrehungen

2.3 Nahrung der Heringslarven

Die in Kap. 2.1.2 beschriebene Auswahl der Heringslarven für Nahrungsuntersuchungen erbrachte eine Gesamtzahl von etwa 400 Tieren im Längenbereich zwischen 14 und 17 mm. Davon stammen etwas über die Hälfte aus Tagfängen, können also Auskunft über die durchschnittliche Darmfüllung während der Nahrungsaufnahmeperiode geben. Anhand der nachts gefangenen Larven soll die Abnahme des Darminhaltes nach beendeter Nahrungsaufnahme betrachtet werden.

2.3.1 Lage und Erhaltungszustand der Nahrungsorganismen im Larvendarm

In Übereinstimmung mit früheren Untersuchungen (z.B. OGILVIE, 1927; MARSCHALL, NICHOLLS und ORR, 1937; HEMPEL & BLAXTER, 1961) befanden sich die Nahrungsorganismen fast ausschließlich im hinteren Abschnitt des Darmes. Nach BHATTACHARYYA (1957) lassen sich im dünnwandigen engen vorderen Abschnitt mit Borax-Karmin-Färbung zwar dünne Flächen von Drüsen ausmachen, die faltigeren und muskulöseren Wände des hinteren Abschnittes zeichnen sich aber durch einen sehr viel größeren Drüsenreichtum aus. Dementsprechend wird übereinstimmend von allen Autoren beschrieben, daß weder eine Verdauung noch ein Ansammeln der Nahrung im vorderen Teil stattfindet. BLAXTER & HEMPEL (1961) beobachteten im Aquarium, daß die Nährtiere in 1 bis 2 Minuten bis zum Darmende gelangen. Dies ist offenbar nur bei intensiver Aufnahme der Fall, denn in den hier untersuchten Därfen waren bei geringer Darmfüllung vollkommen verdaute Nahrungsorganismen meist in größerem Abstand über den gesamten hinteren Darmabschnitt verteilt.

Im allgemeinen war die Verdauung sehr weit fortgeschritten, so daß von Copepoden und deren Jugendstadien selten mehr als Panzer und Darminhalt vorlagen. HENTSCHEL (1950) nimmt für diese Beute eine Verdauungszeit von weniger als 4 min an. Meist waren die leeren Panzer noch recht gut erhalten. Allerdings konnten Antennen, Beine und Abdomen zerbrochen oder abgetrennt sein; ebenso waren die Thoraxsegmente häufig ineinan-

der verschoben. Zur Bestimmung der Gattung reichten die Reste aber gewöhnlich aus.

BHATTACHARYYA (1957) weist darauf hin, daß nicht alle Organismen vollständig und gleichmäßig schnell verdaut werden. So beobachtete er z.B. Ansammlungen von unverdauten Copepodeneiern, Dinoflagellaten, Diatomeen und Bivalvierlarven am Ende des Darmes. Copepoden können nach seinen Angaben am schnellsten von den Larven verarbeitet werden, Molluskenlarven dagegen nur sehr langsam. Diese Ergebnisse bestätigen sich auch bei den vorliegenden Untersuchungen. Auffällig ist allerdings, daß Copepoden der Gattung Pseudocalanus stets noch eine Ölkugel enthielten, deren Verdauung den Larven offenbar Schwierigkeiten bereitet. Molluskenlarven (beschalte) und Copepoden-Eier zeigten meist nur geringe Spuren einer "Verdauung", die sich auch während der Nacht, solange diese Organismen noch im Darm zu finden waren, nicht verstärkten. Tab.2 gibt eine Übersicht über die Mittelwerte der notierten Verdauungsgrade nach Tageszeiten getrennt (Gesamtskale 0-4, vgl. Kap. 2.1.2).

Tabelle 2 Mittlerer Verdauungsgrad (v) für Copepodeneier und Molluskenlarven; n = Organismenzahl

Uhrzeit (Mittel)		9	12	15	18	20.30	21.00	Ges.
Gastropoden	v	0,9	1	-	1,2	0,7	1	1,04
	n	(8)	(30)	-	(26)	(6)	(19)	(89)
Bivalvier	v	2	-	-	1	0	-	1,4
	n	(3)	-	-	(1)	(1)	-	(5)
Copepoden-eier	v	0	2	0,1	-	0	-	0,2
	n	(1)	(1)	(15)	-	(2)	-	(19)

2.3.2 Mittlerer Darminhalt am Tage

Von 226 tags gefangenen Larven enthielten 116 Individuen Nahrungsorganismen im Darm. Dieser relativ niedrige Anteil von ca. 50 % entspricht etwa den Angaben von HARDY (1924) und von WALDMANN (1961) für Larven dieser Größenordnung. Allerdings mag eine Unterschätzung der Darminhalte aufgrund der in Kap. 1.1 erwähnten Defäkation als Schreckreaktion beim Fang und Fixieren vorliegen. ROSENTHAL (1969) beobachtete vornehmlich bei kleineren Larven häufig eine vorzeitige Faecesabgabe kurz nach dem Herausfangen der Tiere aus einem Aquarium. Den Einfluß von Formalin auf lebende Larven untersuchte BLAXTER (1965). Er stellte aber nur bei etwa 10 % der Larven eine Darmentleerung während der Fixierung fest. Ein Vergleich mit den Ergebnissen aus der Schlei (Kap. 3.5) zeigt außerdem, daß bei günstigem Nahrungsangebot nur vereinzelt leere Därme auftreten. Allerdings wurden die Larven in der Schlei auf sehr viel schonendere Weise gefangen (nur etwa 1/4 der Fangzeit eines Hols aus der Nordsee). Die Bedeutung der Defäkation während des Fanges läßt sich somit noch nicht abschätzen.

In den Larvendärmen gefundene Nahrungsorganismen wurden in 10 Gruppen von unterschiedlichem systematischen Rang zusammengestellt. Für calanoide Copepoden war eine Aufteilung bis zur Gattung möglich, wobei allerdings Pseudocalanus und Paracalanus nicht unterschieden wurde. Außer diesen traten die Gattung Acartia und Temora auf. Nicht mehr zu bestimmende Individuen wurden der Gruppe Acartia zugerechnet. Nauplien bilden eine gesonderte Gruppe; ebenfalls die Copepodite von Acartia, zu denen wiederum alle unbestimmten Individuen gezählt wurden. Von cyclopoiden Copepoden war nur die Gattung Oithona vertreten. Die seltenen Harpacticiden wurden nicht näher bestimmt. Außer Copepoden hatten die Heringslarven auch Bivalvier- und Gastropodenlarven sowie Copepodeneier aufgenommen. Die Eier können allerdings auch durch Aufnahme adulter Weibchen in den Darm gelangt sein. Phytoplanktonzellen ließen sich nicht nachweisen.

Tab. 3 gibt die durchschnittliche Organismenzahl pro Larve und die entsprechende Biomasse der Nahrung (μg Trockensubstanz) an (vgl. Kap. 2.1.2). Außerdem wird der prozentuale

Tabelle 3 : Mittlerer Darminhalt der Heringslarven am Tage

untersuchte Larvenzahl: 233				
% Larven mit Nahrung		~ 50		
Organismenzahl pro Larve ^{*)}		3,6		
Biomasse der Nahrung pro Larve ^{*)} μg		4,9		
mittlere Organ.-Länge (mm)	Organismengruppen	% Präsenz ^{*)}	Dominanz %	
			Individuen-	Gewichts-
0,26	Nauplien	51	40	7
0,43	Copepodite (Acart.)	51	20	25
0,23	Bivalvierlarven	12	15	-
0,75	Acartia (adult)	25	10	42
0,43	Oithona	16	6	4
0,40	Temora	12	4	12
0,68	Pseudocalanus	5	2	10
ca. 0,15	Copepodoeier	5	1,4	-
0,23	Gastropodenlarven	4	1,0	-
0,25	Harpacticiden	1	0,3	-

*) auf Larven mit Nahrung bezogen

Anteil der einzelnen Organismengruppen an der Gesamtstückzahl bzw. dem Gesamtgewicht (Individuen- bzw. Gewichtsdominanz) sowie die Häufigkeit ihres Auftretens (Präsenz) aufgeführt.

Mit Abstand die höchste Stückzahl in den Därmen stellen die Nauplien, mit 39 % aller Organismen. 51 % aller Larven mit Nahrung hatten Nauplien aufgenommen. Acartia-Copepodite nehmen zahlenmäßig den zweiten Rang ein, gefolgt von Muschellarven. Adulte Acartia und Oithona machen noch über 5 % aus; alle übrigen liegen darunter.

Für Individuendominanz und Präsenz ergibt sich eine ungefähr gleiche Rangfolge. Allerdings sind Acartia-Copepodite mit gleicher Regelmäßigkeit (Präsenz) aber nur halb so zahlreich vertreten wie Nauplien. Auffällig niedrig liegt auch der Präsenzwert für Bivalvierlarven. Diese wurden von weniger Larven aufgenommen als die zahlenmäßig geringer vertretenen adulten Acartia und Oithona. Dementsprechend wäre sowohl eine besonders ungleichmäßige Verteilung der Muschellarven als auch

eine starke individuelle Auswahl, von der ROSENTHAL (1969) spricht, denkbar. Eine allgemeine Bevorzugung der etwas größeren Organismen könnte bei stärkerem Planktonangebot an Nauplien und Bivalviern ebenfalls die geringere Präsenz dieser kleinen Beutetiere bei relativ hoher mittlerer Anzahl pro Darm erklären. Diese letzte Annahme erscheint aufgrund der Ergebnisse aus der Schlei (Kap. 3.5.2.3) am richtigsten.

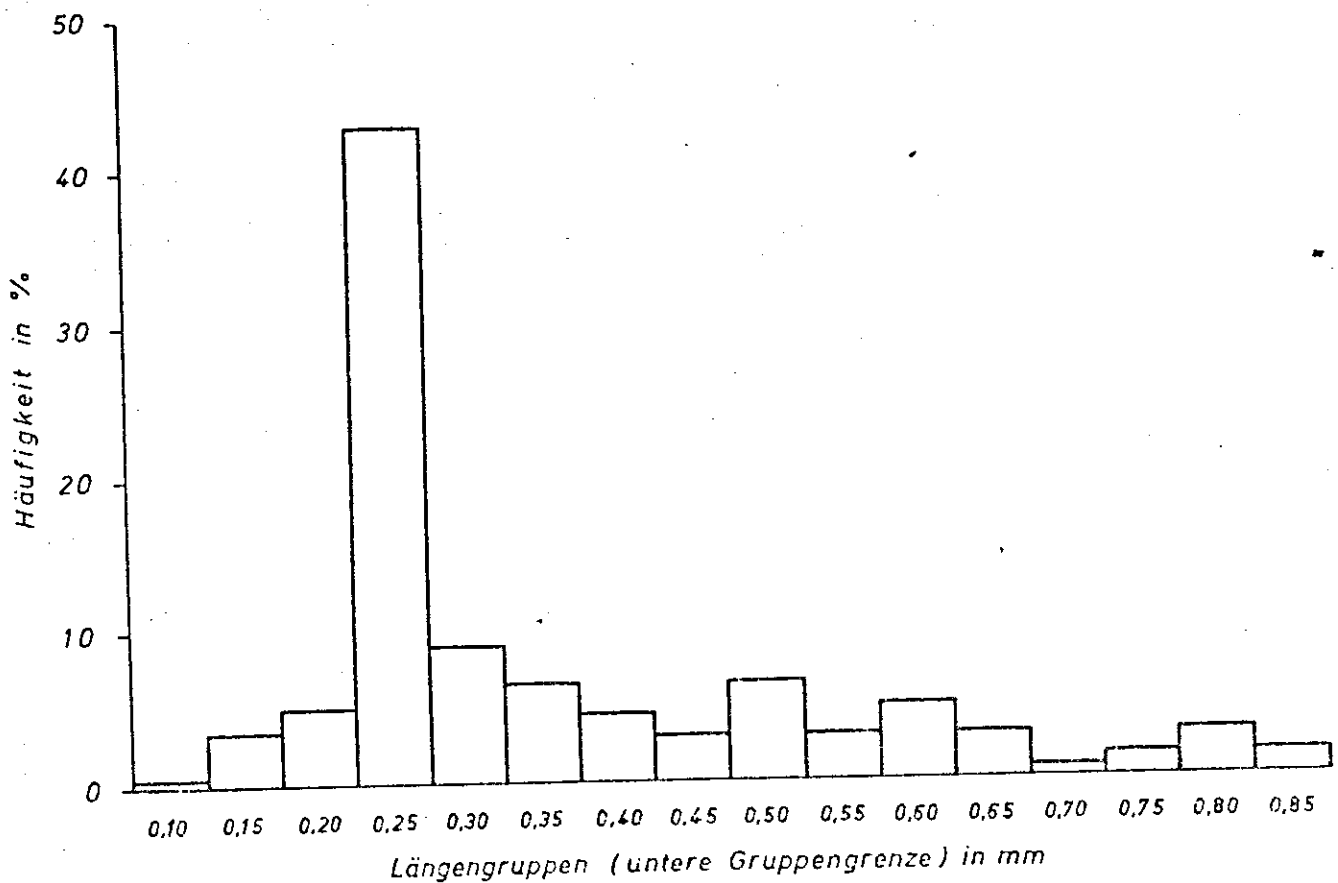


Abb. 9: Längenverteilung der Nahrungsorganismen aus den Därmen aller untersuchten Larven

Die Nahrungsorganismen im Darm der Heringslarven waren 0,1-0,9 mm (Abb. 9) groß. Dabei wurde für Copepoden, ausgenommen Harpakticiden, nur die Cephalothoraxlänge gemessen. Zählt man die Länge des Abdomens hinzu, so liegt der Maximalwert etwa bei 1,5 mm. Dieser entspricht ungefähr den maximalen Längen der bei BLAXTER (1965) zusammengestellten Daten verschiedener Autoren für Larven der hier untersuchten Größe.

HENTSCHEL (1950) gibt ebenfalls die Länge der Copepoden ohne Abdomen an, die bei 9-18 mm-Larven 0,9 mm nicht übersteigt. Die mittlere Länge beträgt in unseren Proben 0,38 mm, wobei die häufigste Längengruppe entsprechend dem Vorherrschen der Nauplien zum kleinen Bereich verschoben, bei 0,25 mm liegt.

Trotz der Dominanz kleiner Nahrungsorganismen im Darm der Larven sind die größeren Futtertiere sehr viel bedeutungsvoller für die Ernährung der Larven. Tab. 3 zeigt, daß die Gruppe *Acartia* gewichtsmäßig mit Abstand an erster Stelle steht. Nauplien, als die zahlenmäßig häufigste Gruppe, folgen dagegen erst an fünfter Stelle, nach allen übrigen calanoiden Copepoden und den Copepoditen. Für Molluskenlarven und Copepodeneier wurde kein Gewicht angegeben. Wie in Kap. 2.3.1 dargestellt, konnten die Heringslarven der untersuchten Größen diese Organismen anscheinend nicht verdauen, so daß sie für die Ernährung der Larven keine Rolle spielten.

Zur Angabe der Darmfüllung als Vergleichsmaß für die Durchgangszeit der Nahrung sind weder Organismenzahl noch Biomasse verdaubarer Nährtiere ausreichend geeignet. Bei Zuchtexperimenten wurde als Maß für die Füllung meist die Länge des Darmabschnittes mit Nahrung gewählt (z.B. BLAXTER & HEMPEL, 1961; ROSENTHAL, 1969). Ein solcher Abschnitt kann hier, bei der sehr ungleichmäßigen Verteilung der Organismen, nicht direkt gemessen werden. Auch eine Addition der Längen einzelner Organismen führt nicht zu vergleichbaren Werten, da kleine z.T. nebeneinander Platz finden, größere dagegen das Darmlumen stark erweitern. Um ein mit anderen Literaturangaben annähernd vergleichbares Längenmaß für die Darmfüllung zu erhalten, das außerdem als Grundlage zur Berechnung der Durchgangsgeschwindigkeit geeignet erscheint, wurde aus der insgesamt bestimmten Biomasse und der Summe der entsprechenden Organismenlängen ein Umrechnungsfaktor von "µg" in "mm" aufgestellt. Der Durchmesser des Darmlumens wird auf diese Weise der mittleren Organismenbreite gleichgesetzt, die hier etwa einen 0,52 mm langen *Acartia*-Copepoditen entspricht. Die Gesamtfüllung in mm ergibt sich dann - mit Hilfe des Umrechnungsfaktors - aus der Summe der Biomassenwerte aller Nährtiere in einem Darm, vermehrt um die Länge des von Molluskenlarven und Copepodeneiern eingenommenen Darmabschnittes (geschätzt aus Anzahl und Durchmesser dieser Organismen).

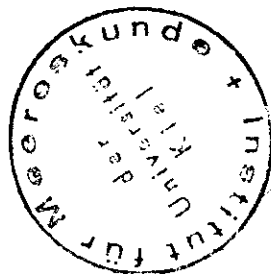
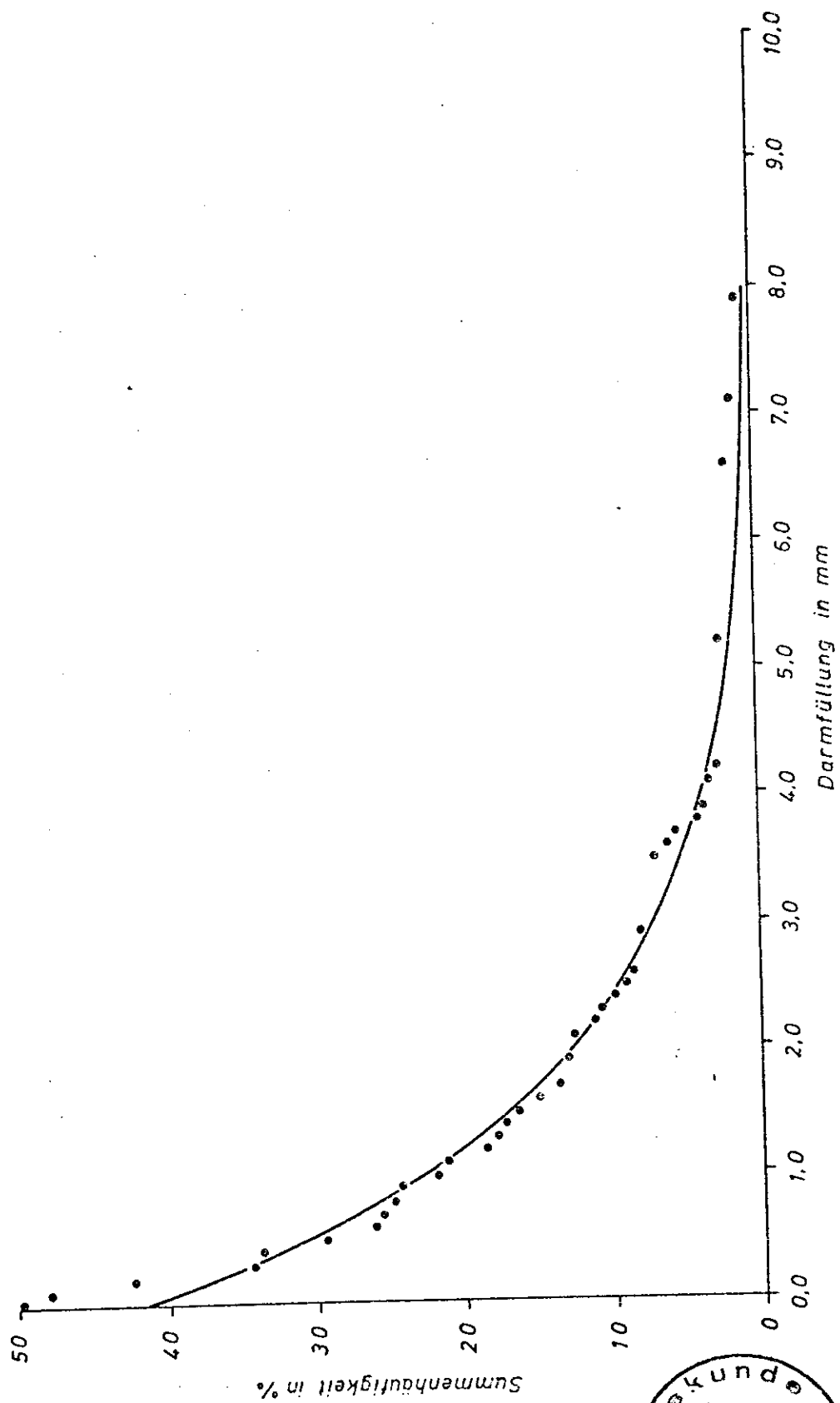


Abb. 10: Summenhäufigkeitsverteilung der Darmfüllungen, aus Häufigkeitswerten für 1/10 mm-Gruppen (Zusammenfassung aller Werte).

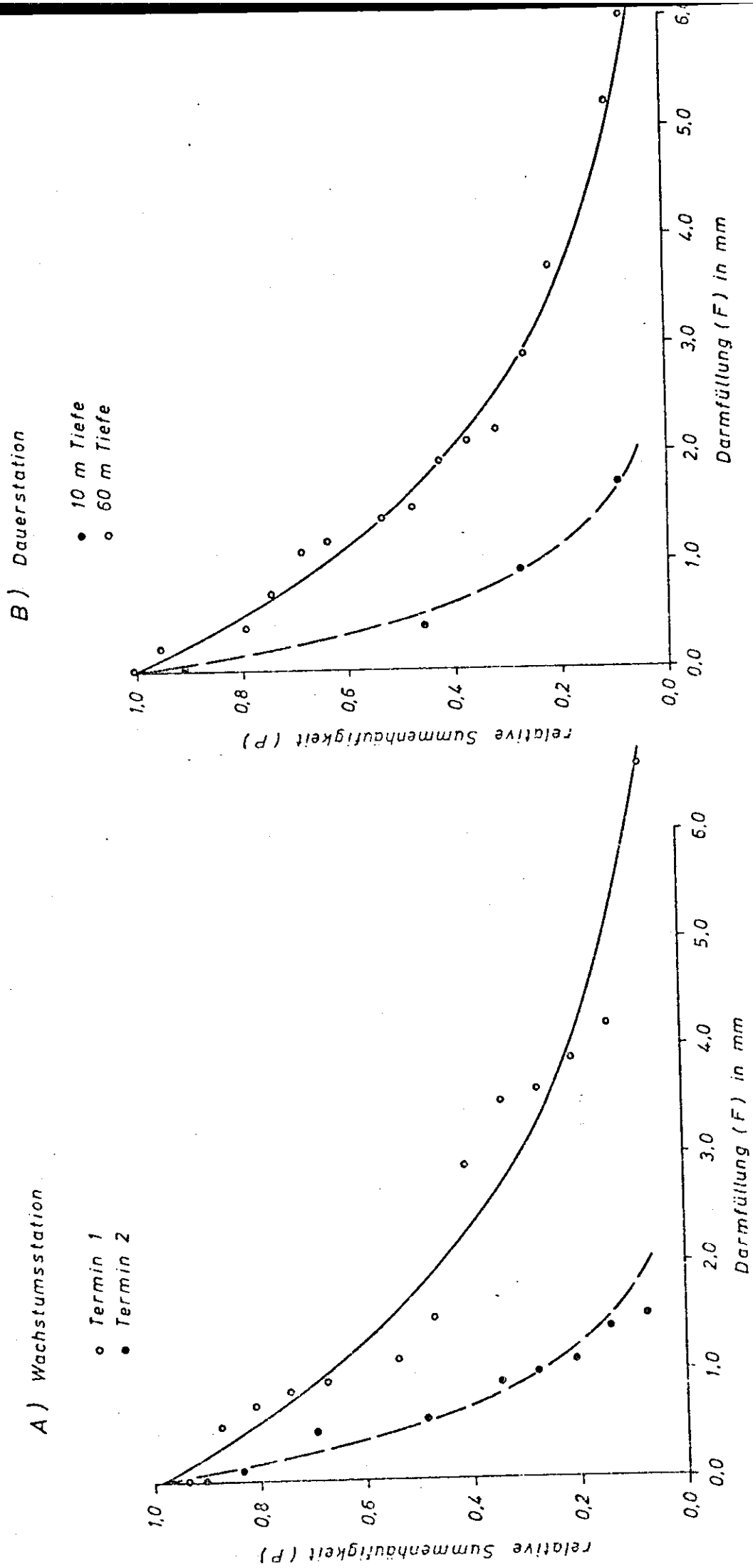


Abb. 11: Summenhäufigkeitsverteilungen der Darmfüllungen, aus Häufigkeitswerten für 1/10 mm-Gruppen.

Als mittlere Füllung pro Larve mit Nahrung am Tage wurde ein Wert von 1,4 mm berechnet. Dies entspricht etwa $1/8$ der Gesamtdarmlänge bzw. $1/4$ bis $1/5$ des hinteren Abschnittes, nach dem Pylorus. Der höchste Wert lag bei 7,9 mm.

Die Häufigkeit, mit der eine bestimmte Füllung auftrat, nahm mit deren Größe kontinuierlich ab. Abb. 10 zeigt die Summenhäufigkeitsverteilung der Darmfüllungen aus Häufigkeitswerten für $1/10$ mm-Gruppen. Die gefundenen Häufigkeiten passen sich recht gut dem Kurvenverlauf einer Exponentialfunktion an ($P = ab^F$). Aus diesem mittleren Zustandsbild für die Nahrungsaufnahme-Periode ist die Höhe des Prozentsatzes Larven mit einer bestimmten Mindestfüllung abzulesen. Somit kann man anhand der Kurve auch eine Vorstellung über die Abnahme des Prozentsatzes Larven mit Nahrung nach beendeter Nahrungsaufnahme gewinnen (vgl. Kap. 2.3.4).

Abb. 11 A und B stellt die Summenhäufigkeitskurven getrennt für die beiden Wachstumstermine sowie den 10- und 60 m-Horizont auf der Dauerstation dar. Diese einzelnen Kurven, in denen die Gesamtmenge Larven mit Nahrung gleich 1 gesetzt wurde, bilden eine der Grundlagen zur Bestimmung der Durchgangsgeschwindigkeit und Aufnahmerate (Kap. 2.3.4 und 2.4).

2.3.3 Zeitliche und vertikale Unterschiede

2.3.3.1 Vergleich der Wachstumstermine

Um Zuwachs und Nahrungsaufnahme miteinander korrelieren zu können, wurden Larven aus den beim Wachstum berücksichtigten Stationen auf ihren Darminhalt untersucht. Dabei sollten sich die Längen der Tiere aus den beiden Fangterminen etwa um den Zuwachs unterscheiden. Aus der ersten Aufnahme wurden daher 14-15 mm-Larven berücksichtigt (Mittel 14,96 mm), aus der zweiten die Längen 15-17 mm (Mittel 16,31 mm).

Von den tags gefangenen Larven hatten auch hier, wie beim Gesamtmittel, etwa 50 % Nahrung im Darm. Für den zweiten Termin ergibt sich ein wenig höherer Wert als für den ersten (Tab. 4). Sehr deutlich unterscheidet sich die Nahrungszusammen-

Tabelle 4 : Zusammensetzung des Darminhaltes bei Larven der Wachstumsstationen

	1. Termin			2. Termin		
untersuchte Larvenzahl	24			32		
% Larven mit Nahrung	54			44		
Organismenzahl pro Larve ⁺)	2,46			2,78		
Biomasse der Nahrung pro Larve ⁺) (µg)	2,68			8,61		
Organismengruppen	% Präsenz ⁺)	Dominanz %		% Präsenz ⁺)	Dominanz %	
		Individuen-	Gewichts-		Individuen-	Gewichts-
Nauplien	46	50	9	36	28	3
Copepodite (Acartia)	92	50	91	29	21	16
Acartia (adult)	-	-	-	43	21	38
Temora	-	-	-	29	15	20
Pseudocalanus	-	-	-	14	8	20
Oithona	-	-	-	21	7	3

⁺) auf Larven mit Nahrung bezogen

setzung zwischen den beiden Zeitpunkten. Die Larven aus der ersten Aufnahme hatten lediglich Nauplien und Copepodite im Darm, und zwar durchschnittlich in etwa gleicher Anzahl. Die Präsenz lag allerdings bei den Copepoditen deutlich höher; sie wurden also regelmäßiger aufgenommen. Fünf Tage später hatten die Larven auch adulte Copepoden (Acartia, Temora, Pseudocalanus und Oithona) gefressen. Nauplien stellten zwar zahlenmäßig noch den größten Anteil, waren aber weniger regelmäßig vertreten als adulte Acartia. Diese spielten auch gewichtsmäßig die Hauptrolle, während Nauplien für die Ernährung der Larven nur sehr geringe Bedeutung hatten.

Entsprechend dieser unterschiedlichen Nahrungszusammensetzung war auch die aufgenommene Biomasse - trotz gleicher Anzahl Beuteobjekte - zum zweiten Zeitpunkt deutlich höher. Ohne Planktonuntersuchungen bleibt unsicher, ob dieser Unterschied durch erhöhte Leistungsfähigkeit der Larven bezüglich der Nahrungsaufnahme oder durch ein verändertes Plankton-

angebot bedingt war. Gegen einen entscheidenden Einfluß erhöhter Leistungsfähigkeit sprechen der relativ geringe Altersunterschied und die gleiche Organismenzahl pro Larve, für ein günstigeres Angebot bei der zweiten Aufnahme sprechen die vorher nicht vertretenen Copepoden der Größenordnung aufgenommener Copepodite.

2.3.3.2 Vergleich von Tageszeiten und Tiefenstufen (Dauerstation)

Mehrere Autoren stellten eine Veränderung der Aufnahmeintensität während der hellen Stunden des Tages fest. HENTSCHEL (1950) weist auf eine Zunahme der Copepodenzahl pro Larve von Sonnenaufgang bis kurz nach Sonnenuntergang mit einem kurzen Abfall am Nachmittag hin. BHATTACHARYYA (1957) sowie BEINBRIDGE & FORSYTH (1968) weisen anhand des Prozentsatzes Larven mit Nahrung auf eine gesteigerte Aufnahmeaktivität in den Morgen- und Abendstunden hin. BHATTACHARYYA hebt außerdem Veränderungen im Verdauungsgrad hervor: der besonders hohe Anteil frischer Nahrung kurz nach Sonnenaufgang und -untergang zeigt eine gesteigerte Aufnahmeintensität in diesen Zeiten an.

Die eigenen Untersuchungen an Heringslarven aus allen Stufenfängen der Dauerstation bieten die Möglichkeit, außer tageszeitlichen auch vertikale Unterschiede in der Nahrungsaufnahme zu erfassen. Da nicht für alle Tiefenstufen eine gleiche Anzahl Larven zur Verfügung stehen, soll zur Betrachtung tageszeitlicher Veränderungen allein der mittlere Horizont dienen, für den die höchste Anzahl (119 Larven) untersucht werden konnte.

Abb. 12 B zeigt die Ergebnisse, zusammengefaßt in Zeitgruppen von 3 Stunden (entsprechend der Einteilung in Kap.2.2.3). Die Organismenzahl steigt zwar, wie bei den Ergebnissen von HENTSCHEL (1950), insgesamt während des Tages an, mit einem kurzen Rückgang in der 15 Uhr-Gruppe; die aufgenommene Biomasse aber verändert sich im umgekehrten Sinne, ebenso wie der Prozentsatz Larven mit Nahrung. Die gegenläufigen Schwankungen in der Organismen-Zahl pro Larve zur Biomasse der Nahrung

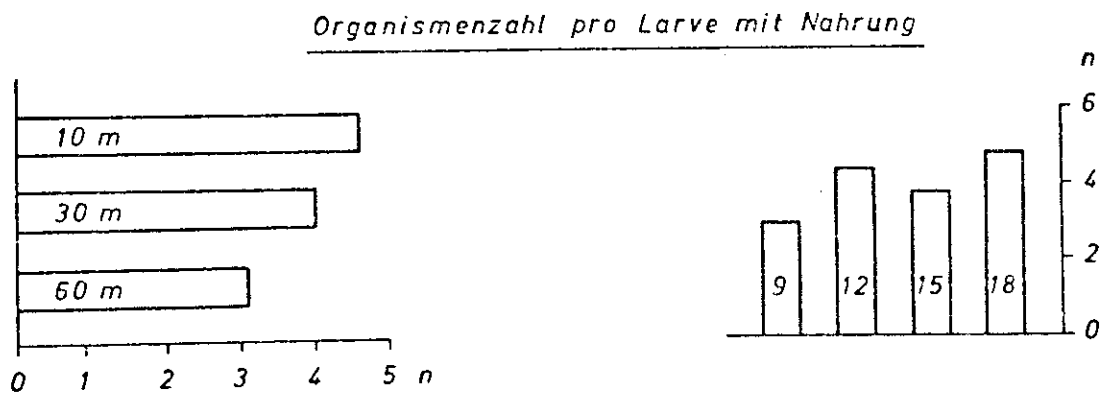
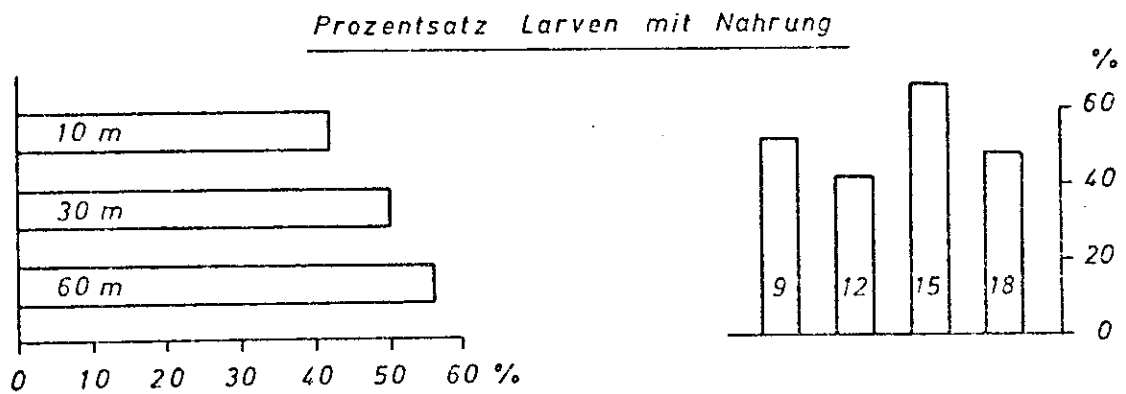
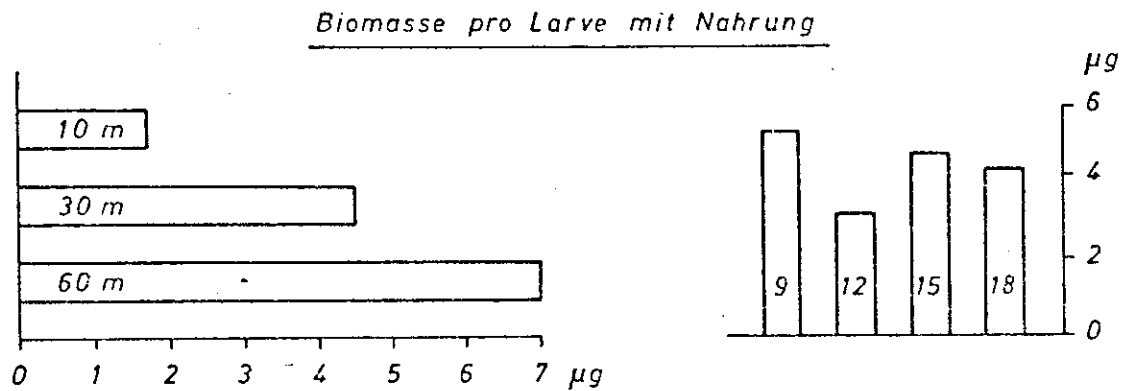
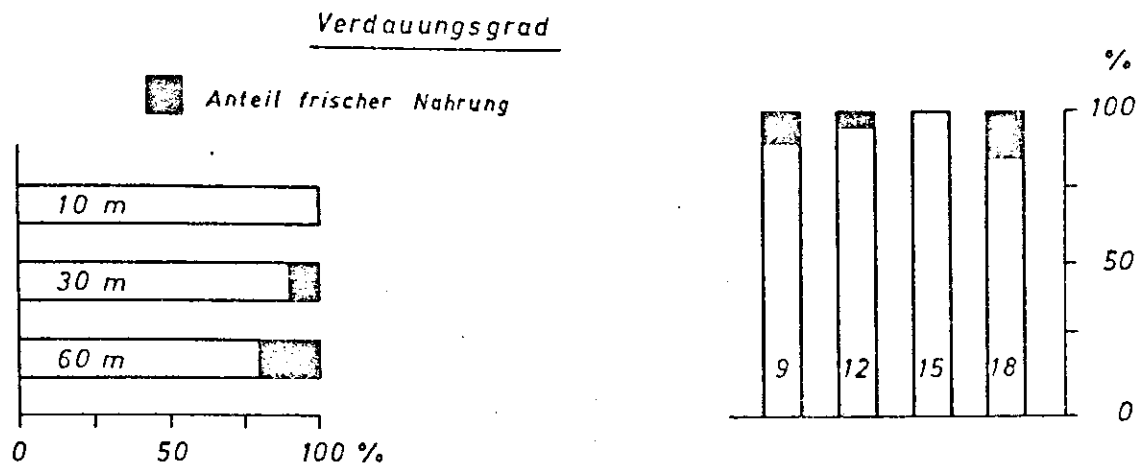


Abb.12 A: Vertikale Veränderungen im Darminhalt von Larven der Dauerstation (nur tags gefangene Larven).

Abb.12 B: Tageszeitliche Veränderungen im Darminhalt von Larven aus etwa 30 m Tiefe.

zeigen lediglich eine Veränderung der mittleren Organismen-Größe im Darm an; der jeweils umgekehrte Zusammenhang der Organismen-Größe mit einerseits der Organismen-Zahl und andererseits dem Prozentsatz Larven mit Nahrung kann durch entsprechend variierende Planktonzusammensetzung verständlich werden; denn wie nach den Ergebnissen in Kap. 2.3.2 anzunehmen ist, werden die größeren Beutetiere weniger zahlreich, aber regelmäßiger aufgenommen.

Als Maß für die Freßaktivität der Larven eignet sich hier besser der Anteil frischer Nahrung. Da die kleineren Organismen anscheinend leichter von den Heringslarven zu fangen sind (vgl. Kap. 2.3.2 und 3.5.2.4), soll nicht die Zahl frischer Beutetiere, sondern die unverdaute Masse als Maß verwendet werden. Der in Abb. 12 angegebene mittlere Verdauungsgrad wurde nach Wägung der jeweiligen Verdauungsgrade einzelner Nährtiere mit deren Biomasse ermittelt und gibt somit einen relativen Wert für die frische Nahrungsmenge. Sicher hängt die Geschwindigkeit, mit der einzelne Beuteobjekte verdaut werden, auch von deren Größe ab (unverdaute Nauplien wurden z.B. nur sehr selten gefunden), trotzdem wird in Abb. 12 B eine von der Biomasse der Nahrung unabhängige Veränderung des Verdauungsgrades erkennbar, der den größten Anteil frischer Nahrung in der 9- und 18 Uhr-Gruppe anzeigt. Damit bestätigt sich die morgens und abends gegenüber dem Tag erhöhte Freßaktivität, wie BHATTACHARYYA sie beschreibt.

Abb. 12 A zeigt, daß der Verdauungsgrad auch mit zunehmender Tiefenstellung der Larven absinkt. Dieser Zunahme unverdauter Nahrungsmenge läuft parallel eine Erhöhung der Gesamtnahrungsmenge pro Larve, die allein auf einem Anstieg der durchschnittlichen Größe aufgenommener Organismen beruht (s.u.); die Organismen-Zahl pro Larve nimmt sogar noch mit der Tiefe ab. Die Veränderung des Anteils frischer Nahrung könnte hier also lediglich auf einer langsameren Verdauung größerer Beuteobjekte beruhen und läßt nicht unbedingt auf eine veränderte Aufnahmeintensität schließen.

LEBOUR (1924) findet bei ihren Untersuchungen eine Abnahme des Prozentsatzes gefüllter Därme mit der Tiefenstellung der Larven und schließt daraus auf eine entsprechende Verringerung der Aufnahmeintensität. In unserem Fall liegt

ein entgegengesetztes Ergebnis vor, wobei dem zunehmenden Prozentsatz Larven mit Nahrung eine Erhöhung der mittleren Organismen-Größe und eine Abnahme der Organismen-Zahl parallel läuft. Es zeigt sich also, wie beim Vergleich der Tageszeiten, daß die Unterschiede allein durch das Nahrungsangebot bestimmt sein könnten (s.o.). Eine nur tiefenabhängige Veränderung der Aufnahmeintensität bleibt daher unsicher.

Aus Tab. 5 ist die unterschiedliche Zusammensetzung der Nahrung in den drei Tiefenstufen, in der die Larven gefangen wurden, zu entnehmen. Im 10 m-Horizont überragen die Nauplien nicht nur zahlenmäßig alle übrigen Beuteorganismen, sondern haben mit 37 % der Biomasse auch gewichtsmäßig eine Bedeutung, die den übrigen wichtigen Gruppen (Acartia-Copepodite: 38 % und Oithona: 25 %) etwa entspricht. Adulte Acartia wurden nicht gefunden.

Im mittleren Horizont sind alle zehn Organismengruppen vertreten. Nauplien stehen zwar zahlenmäßig noch an erster Stelle, der Anteil adulter Copepoden, insbesondere Acartia, ist aber so weit gestiegen, daß diese den Hauptanteil an der aufgenommenen Biomasse ausmachen; Nauplien folgen gewichtsmäßig erst an vierter Stelle.

Im unteren Horizont ist dann insbesondere der Anteil Copepodite noch weiter gestiegen, so daß Nauplien entsprechend der Anzahl jetzt auf den zweiten Rang gesunken sind und an der Biomasse nur noch einen sehr geringen Anteil haben. Hier stehen jetzt Copepodite an erster Stelle, gefolgt von adulten Acartia, außerdem spielt auch Pseudocalanus eine Rolle.

Die Abnahme des Nauplienanteils am Darminhalt mit zunehmender Tiefe könnte außer an einem veränderten Angebot auch an den schlechteren Lichtbedingungen liegen. Bei den calanoiden Copepoden und Copepoditstadien ist eine Zunahme des Angebotes mit der Tiefe am wahrscheinlichsten. Zwar könnte auch eine nicht auszuschließende erhöhte Freßaktivität in der Tiefe zum Anstieg der Zahl größerer Organismen in den Därmen geführt haben (bei entweder geringerem Angebot oder schlechterer Sichtbarkeit der kleineren); andererseits dürften, aufgrund der bevorzugten (weil regelmäßigeren) Aufnahme adulter Acartia,

Tabelle 5 : Zusammensetzung des Darminhaltes bei Larven der Dauerstation

Tiefenstufe ca.	10 m			30 m			60 m		
untersuchte Larvenzahl	26			119			35		
% Larven mit Nahrung	42			50			54		
Organismenzahl pro Larve ⁺)	4,6			4,0			3,1		
Biomasse d.Nahrung pro Larve ⁺) (μ g)	1,64			4,41			7,05		
	% Präsenz ⁺)	Dominanz ♂		% Präsenz ⁺)	Dominanz ♀		% Präsenz ⁺)	Dominanz ♀	
		Individ.-	Gewichts-		Individ.-	Gewichts-		Individ.-	Gewichts-
Nauplien	64	64	37	55	43	9	45	22	2
Oithona	46	12	25	15	6	5	5,6	2	0,9
Copepodite (Acart.)	27	8	38	45	14	13	72	47	39
Bivalvierlarven	18	8	-	18	19	-	5,6	2	-
Gastropodenlarven	18	4	-	3	0,9	-	-	-	-
Copepodeneier	9	5	-	7	2	-	5,6	2	-
Acartia (adult)	-	-	-	28	11	57	34	16	33
Temora	-	-	-	15	4	13	6	3	6
Harpacticiden	-	-	-	1,7	0,5	0,1	-	-	-
Pseudocalanus	-	-	-	1,6	0,4	2	17	5	18

+) auf Larven mit Nahrung bezogen

diese im 10 m-Horizont bei unverändertem Angebot auch dann nicht in den Därmen fehlen, wenn hier mehr Nauplien für die Larven verfügbar sind (vgl. Kap. 3.5.2.3).

Auch ohne direkte Kenntnis des Planktonangebotes wird hier deutlich, daß die Ernährungssituation für Larven zwischen 14 und 17 mm sich in diesem Falle mit zunehmender Tiefe verbessert. Für kleine Larven sind dagegen die höheren Wasserschichten, wegen des größeren Angebotes bzw. der besseren Sichtbarkeit kleiner Beuteobjekte, günstiger. Diesem Bild entspricht etwa die in Kap. 2.2.3 beschriebene unterschiedliche Tiefeneinstellung der kleinen (< 10 mm) und größeren (> 10 mm) Larven. Allerdings zeigen die Larven über 10 mm Länge, bei einer Konzentration oberhalb 30 m, demnach keine für ihre Ernährung optimale Einstellung.

2.3.4 Durchgangsgeschwindigkeit der Nahrung durch den Darm

Aufgrund der bekannten Lichtabhängigkeit der Heringslarven bei ihrer Nahrungsaufnahme (z.B. BLAXTER, 1966) läßt sich als Maß für die Durchgangszeit der Nahrung durch den Darm die Abnahme der Darmfüllung während der Dunkelheit verwenden. Einige Autoren geben Schätzwerte aus Darmuntersuchungen von in See gefangenen Larven oder aus Zuchtexperimenten an. KURATA (1959) untersuchte die Durchgangszeit bei Larven von Clupea pallasii in Abhängigkeit von der Temperatur. Bei 9°C stellte er je nach Ausgangsfüllung Zeiten zwischen 12 und 20 Stunden fest. BLAXTER & HEMPEL (1961) beobachteten für Cl. harengus-Larven im Aquarium Zeiten von etwa 3,5-5,5 Stunden zur vollständigen Darmentleerung. Dabei deutete sich ebenfalls eine Abhängigkeit von der Temperatur (zwischen 8 und 14°C) und der Ausgangsfüllung an (im Mittel etwa $1/3$ des Darmes gefüllt). Für Larven über 15 mm ergaben sich etwas niedrigere Durchgangszeiten als für Tiere unter 15 mm. ROSENTHAL (1969) nahm genauere Messungen zur Bestimmung der Durchgangsgeschwindigkeit der Nahrung an 10-14 mm langen Larven vor. Bei etwa $1/3$ Darmfüllung und einer Temperatur von 10°C stellte er im Mittel eine Geschwindigkeit von $0,4 - 0,5$ mm/h fest; bei einer Darmfüllung von 2-4 mm (4-9 Plankter) lag die Durchlaufzeit je nach Art der aufgenommenen Nahrung zwischen 4 und 10 Stunden.

Für seegefangene Larven liegen bisher nur wenige Angaben vor. HENTSCHEL (1950) schätzte die Durchgangszeit der Nahrung bei Larven aus der südlichen Nordsee auf etwa 6 Stunden (Wassertemperatur 8 - 10° C). Dies ist die Zeitspanne von der Aufnahme der letzten Copepoden vor Einbruch der Dunkelheit (ca. 19⁰⁰ Uhr) bis zum Verschwinden der letzten Copepoden aus den Därmen der gefangenen Larven (ca. 01⁰⁰ Uhr). BHATTACHARYYA (1957) stellte die tageszeitliche Veränderung des Prozentsatzes Larven mit Nahrung dar. Hieraus läßt sich etwa die gleiche Zeit für eine vollständige Entleerung der Larvendärme ablesen.

Aus eigenem Material stehen unter anderem Werte über die Abnahme der Larven mit Nahrung und der relativen Gesamtfüllung (Füllung in mm pro untersuchter Larve) während der Nacht zur Verfügung (Tab. 6). Es ist anzunehmen, daß die Durchgangszeit weitgehend unabhängig von der eigentlichen physiologischen Verdauungsgeschwindigkeit ist. Einerseits kann die Verdauungszeit sehr viel kürzer als die Durchgangszeit sein, wie ein sehr hoher Verdauungsgrad während des Tages anzeigt (Kap. 2.3.1). Zum anderen können bei gutem Nahrungsangebot noch wenig verdaute Nahrungsorganismen ausgeschieden werden. Hierauf weisen noch fast frische Beuteorganismen im Rektum von Larven aus der Schlei hin; außerdem konnte dies häufig im Aquarium beobachtet werden (HEMPEL & BLAXTER, 1961; BLAXTER, 1965; ROSENTHAL, 1969). Die Durchgangszeit eines Beutecobjektes wird also im wesentlichen abhängig sein von der bereits vorhandenen Darmfüllung und der Intensität, mit der die Larve weitere Nahrung aufnimmt. Vor Ende der Nahrungsaufnahme (bei Einbruch der Dunkelheit) von einer Larvenpopulation zuletzt gefressene Copepoden verlassen also die Därme zu verschiedenen Zeiten, je nach ursprünglichem Füllungsgrad der einzelnen Larven. Somit stellt der von HENTSCHEL (1950) angegebene Zeitraum bis zur Entleerung aller Därme keine mittlere Durchgangszeit dar, sondern hängt ab von der maximalen Ausgangsfüllung, die in der Larvenpopulation zum Ende der Nahrungsaufnahme auftrat. Die zeitliche Abnahme der durchschnittlichen Füllung pro Larve einer Population während der Nacht stellt gleichzeitig eine Summenhäufigkeitsverteilung der auftretenden Durchgangszeiten dar. Aus dieser Verteilung

Tabelle 6: Veränderung der Nahrungsmenge in den Larvendärmen während der Nacht

			tags	nachts				
wachstumsstationen	1. Termin	mittlere Fangzeit			20.48	22.15		
		Durchgangszeit (Std.)	0		0,8	2,25		
		= 1/10 t						
		untersuchte Larvenzahl	24		15	14		
		%-Satz Larven mit Nahrg.	54		7	7		
		Füllung pro Larve F_R			16,1	4,3		
		mit Nahrung (1/10 mm) F_A	7,5		23,5	23,5		
	Abnahme der Gesamtfüllung (%)	100		26	21			
	2. Termin	mittlere Fangzeit		20.08			23.18	24.00
		Durchgangszeit (Std.)	0	0,13			3,3	4,0
		= 1/10 t						
		untersuchte Larvenzahl	32	22			15	17
		%-Satz Larven mit Nahrg.	44	41			13	6
		Füllung pro Larve F_R		25,2			6,7	6,3
mit Nahrg. (1/10 mm) F_A		25,4	28,7			57,8	77,4	
Abnahme d. Gesamtfüllung (%)	100	92			8	3		
Dauerstation	ca. 10 m	mittlere Fangzeit				22.04		24.04
		Durchgangszeit (Std.)	0			1,74		
		= 1/10 t						
		untersuchte Larvenzahl	26			9		14
		%-Satz Larven mit Nahrg.	42			11		0
		Füllung pro Larve F_R				0,5		-
		mit Nahrg. (1/10 mm) F_A	5,7			14,7		-
	Abnahme d. Gesamtfüllung (%)	100			2		-	
	ca. 60 m	mittlere Fangzeit			20.48		23.00	
		Durchgangszeit (Std.)	0		1,13		3,33	
		= 1/10 t						
		untersuchte Larvenzahl	35		49		12	
		%-Satz Larven mit Nahrg.	54		12		8	
		Füllung pro Larven F_R			20,3		19,2	
mit Nahrg. (1/10 mm) F_A		22,6		56,6		65,8		
Abnahme d. Gesamtfüllung (%)	100		21		12			

t = seit Ende der Nahrungsaufnahme vergangene Zeit in 1/10 Std. (vgl. Text)

F_R = Füllung pro Larve mit Nahrung zur Fangzeit

F_A = Ausgangsfüllung der zur Fangzeit noch mit Nahrung versehenen Larven
(aus Summenhäufigkeitskurven der Füllungen und %-Satz gefüllter Därme)

wäre also die mittlere Durchgangszeit nach beendeter Nahrungsaufnahme zu berechnen.

Um einen zeitlichen Verlauf angeben zu können, ist es zunächst einmal notwendig abzuschätzen, wann die Larven ihre Nahrungsaufnahme beenden. BLAXTER (1966) ermittelte im Experiment eine Lichtintensität von 0,15 mc. als Grenze für die Aufnahme bei Larven von 12-14 mm. Das benutzte Lichtmeßgerät CRAIG & LAWRIE (1962) war mit einem Grünfilter ausgestattet. Messungen mit einem gleichen Gerät in See ergaben im September 1965 zur Fangzeit und im Fanggebiet diese Lichtintensität an der Oberfläche etwa 70 min vor Sonnenaufgang, in mittlerer Tiefe (30 m) waren es 50 min und in der Tiefe (60 m) etwa 30 min vor SA. Für die Zeit des Sonnenunterganges liegen keine Werte vor. Angenommen, es verhielt sich dort entsprechend, dann lag das Ende der Freßperiode an der Oberfläche um 20,20 Uhr, in mittlerer Tiefe um 20.00 Uhr und in der Tiefe um etwa 19.40 Uhr MEZ (SU 19.13 Uhr). Daraus ergibt sich im Mittel eine Freßzeit pro Tag von knapp 14 Stunden, die auch aus BLAXTERs (1966, Abb. 3) Darstellung der Stundenzahl pro Tag für verschiedene Breiten und Jahreszeiten abzulesen ist. Anhand der angegebenen Grenzwerte wurde für nachts gefangene Larven die seit Ende der Nahrungsaufnahme verstrichene Zeit aus der mittleren Fangzeit berechnet.

Da in den einzelnen Hols nur eine geringe Zahl von Larven gleicher Größe vorlagen, war es notwendig, mehrere Fänge zusammenzufassen. Auf diese Weise ergaben sich zu vier unterschiedlichen Ausgangssituationen (Tagesmittel) jeweils 1 - 3 spätere Zustandsbilder mit Angaben über den Prozentsatz gefüllter Därme und den mittleren Füllungsgrad pro Larve mit Nahrung (Tab.6). Aus diesen beiden unabhängig voneinander streuenden Werten leitet sich die relative Gesamtfüllung (durchschnittliche Füllung pro untersuchter Larve) ab. In Abb. 13 ist der prozentuale Anteil der Gesamtfüllung vom Tagesmittel gegen die Durchgangszeit (seit Ende der Nahrungsaufnahme verstrichene Zeit) aufgetragen. Im Rahmen der vorhandenen Streuung lassen sich keine Unterschiede in der zeitlichen Abnahme der Gesamtfüllung für die verschiedenen Ausgangssituationen erkennen; die einzelnen Werte passen sich recht gut einer gemeinsamen, exponentiell verlaufenden

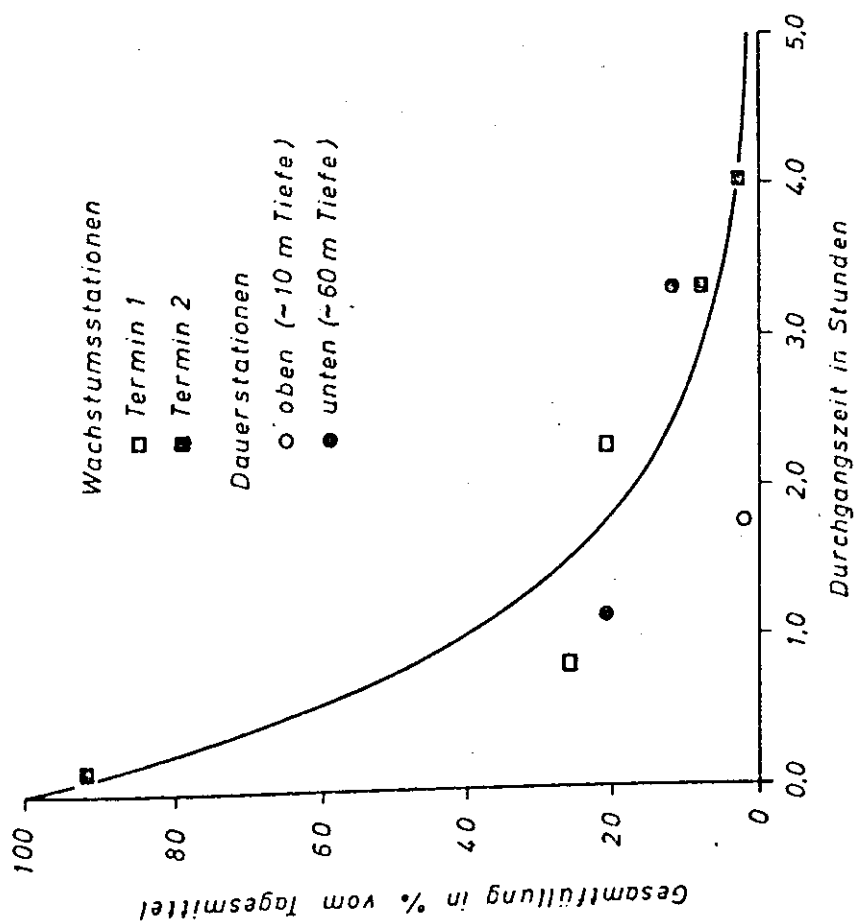


Abb. 13: Abnahme der Gesamtfüllung nach beendeter Nahrungsaufnahme (während der Nacht).

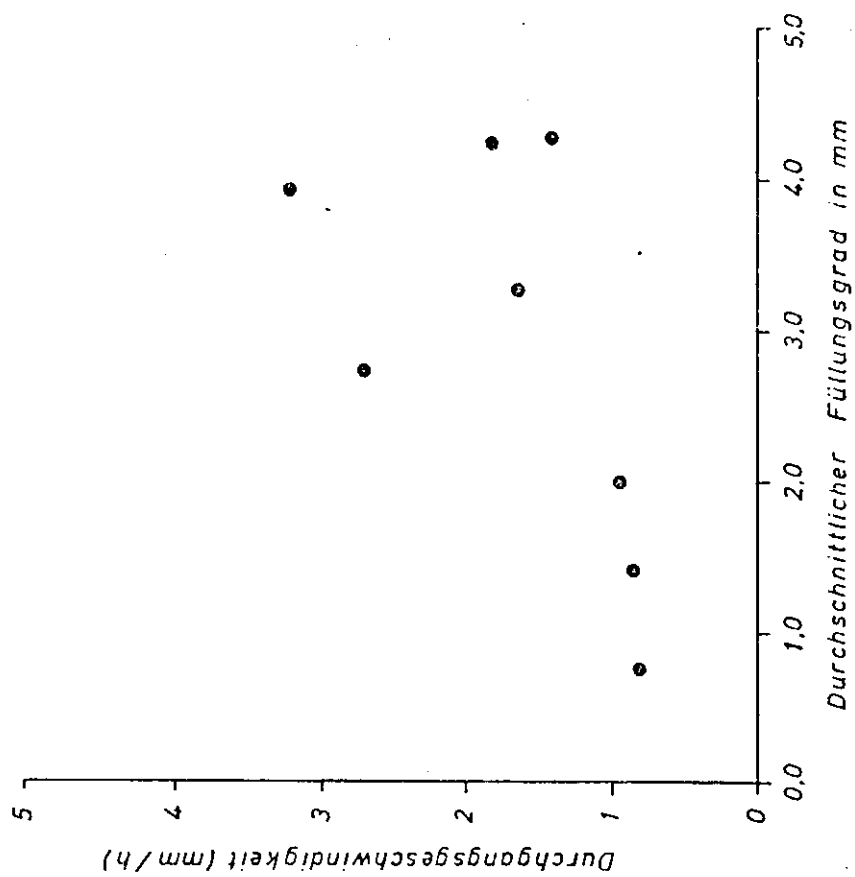


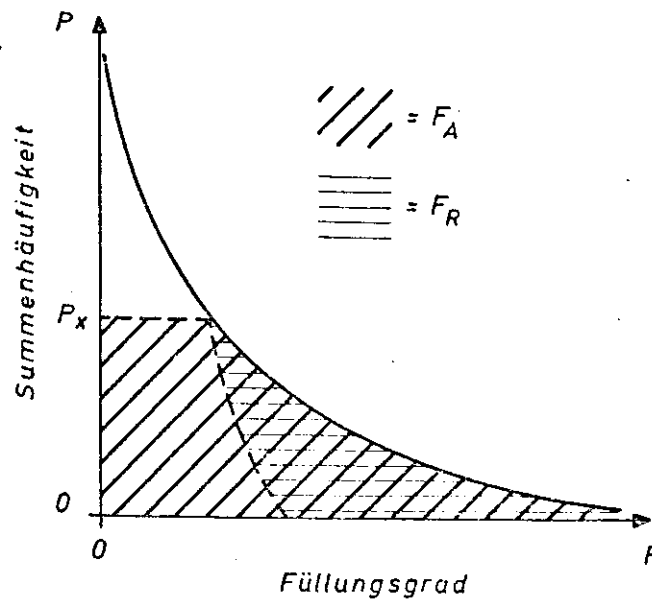
Abb. 14: Durchgangsgeschwindigkeit der Nahrung in Abhängigkeit von der Darmfüllung.

Abnahmekurve an ($r = 0,9147/FG = 6$). Aus dieser Darstellung geht hervor, daß nach etwa 5 Stunden nahezu alle Larven ($\sim 99\%$) ihren Darm vollständig entleert haben. Dieser Wert stimmt ungefähr mit den Ergebnissen von HENTSCHEL (1950, 6 Stunden) und der von BHATTACHARYYA (1957) dargestellten Abnahme des Prozentsatzes gefüllter Därme überein.

Die mittlere Durchgangszeit beträgt allerdings nur etwa 1,1 Stunden. Dieser Zeit entspricht eine mittlere Ausgangsfüllung von etwa 1,56 mm, die aus den vier einzelnen Tagesmitteln - nach Wägung entsprechend der Anzahl ihnen zugeordneter nächtlicher Zustandswerte - berechnet wurde. Damit ergibt sich hier eine mittlere Durchgangsgeschwindigkeit nach beendeter Nahrungsaufnahme von etwa 1,4 mm/h.

Aus diesem Ergebnis läßt sich auch bei gleichem mittleren Füllungsgrad noch nicht ohne weiteres auf den Durchlauf der Nahrung während des Tages schließen. Bei kontinuierlicher Aufnahme könnte die Durchgangsgeschwindigkeit sich gegenüber der nächtlichen, bei allmählich abnehmendem Inhalt der einzelnen Därme, unterscheiden. Eine Vorstellung über die Durchgangsgeschwindigkeit in Abhängigkeit vom Füllungsgrad läßt sich durch zusätzliche Verwendung der in Kap. 2.3.2 dargestellten Summenhäufigkeitskurven der Füllungen gewinnen. Diese zeigen an, wie durch vollständige Entleerung der Därme mit dem jeweils geringsten Inhalt die Abnahme des Prozentsatzes Larven mit Nahrung nach Ende der Freßzeit verlaufen muß.

Wenn nun nach einer bestimmten Durchgangszeit (t_x) der Prozentsatz Larven mit Nahrung (P_x) bekannt ist, dann liefert die entsprechende Summenhäufigkeitskurve die durchschnittliche Ausgangsfüllung (F_A) der nach t_x noch mit Nahrung versehenen Larven (Fläche unter der Kurve für P von 0 bis P_x) (Skizze). Da für den gleichen Zeitpunkt die augenblickliche Füllung pro Larve mit Nahrung (F_R) vorliegt, läßt sich aus der Differenz dieser beiden Werte die durchschnittlich in der Zeit t_x ausgeschiedene Menge (F_x) ermitteln ($F_A - F_R = F_x$). Mit dem Quotienten F_x/t_x liegt dann die mittlere Geschwindigkeit vor, mit der die Füllung F_A auf F_R absinkt. Unter Voraussetzung einer linearen Beziehung zwischen Geschwindigkeit und Darm-



Skizze zu vorstehendem Text

inhalt wären die Quotienten F_x/t_x gegen den jeweiligen Mittelwert zwischen F_A und F_R aufzutragen, um diese Beziehung zu erhalten. Aus Abb. 14 wird trotz relativ großer Streuung der Werte eine Zunahme der Durchgangsgeschwindigkeit mit dem Füllungsgrad deutlich. (Korrelation auf dem 5 %-Signifikanzniveau gesichert.) Dies stimmt mit den Beobachtungen von ROSENTHAL (1969) überein und läßt auch eine gleiche prozentuale Abnahme der Gesamtfüllung trotz unterschiedlicher Ausgangsmengen pro Larve (vgl. Abb. 13) möglich erscheinen.

Die Berechnung der Regression aus den logarithmierten Werten führt zu einer nicht linearen Beziehung zwischen Geschwindigkeit (in mm/h) und Füllung (in 1/10 mm): ($v = 0,54 \cdot F^{0,46}$). Bei einem solchen Zusammenhang entsprechen die berechneten Geschwindigkeitswerte einem niedrigeren Füllungsgrad als dem Mittelwert zwischen F_A und F_R . Eine Verbesserung der Zuordnung und entsprechende Berichtigung der Funktionsgleichung wurde auf folgende Weise erzielt:

Aus der Beziehung für den reziproken Wert der Geschwindigkeit mit der Darmfüllung ergibt sich durch Integration die Abhängigkeit der jeweils vollständigen Durchgangszeit vom Darminhalt, nach Ende der Nahrungsaufnahme:

$$v = f(F) \quad (1)$$

$$\frac{1}{v} = \frac{1}{f(F)} = f^*(F) = \frac{dt}{dF} \quad (2)$$

$$t = \int f^*(F) dF \quad (3)$$

Aus Funktion (3) läßt sich für die vorliegenden F_A - und F_R -Werte die entsprechende Zeitdifferenz und damit die mittlere Geschwindigkeit bestimmen, wie dies vorher mit Hilfe der vorliegenden Durchgangszeiten erfolgte. Die Funktion (1) liefert dann den zugehörigen F -Wert, der je nach Kurvenverlauf um einen bestimmten Betrag vom Mittelwert zwischen F_A und F_R abweicht. Ordnet man die aus den empirischen Werten berechneten Geschwindigkeiten jeweils einem mittleren Füllungsgrad zwischen dem zunächst angenommenen und dem aus der daraus folgenden Kurve sich ergebenden F -Wert zu und berechnet aus diesen Punkten eine neue Kurve, dann stellt sich nach mehrfacher Wiederholung dieses Vorganges allmählich eine Zuordnung ein, die dem daraus resultierenden Kurvenverlauf entspricht. Folgende Aufstellung zeigt die Veränderung der Konstanten a und b der allgemeinen Funktionsgleichung $\lg v = a + b \lg F$ nach den einzelnen Annäherungsschritten.

a	Differenz	b	Differenz
-0,6872		0,6166	
	-0,0436		-0,0190
-0,6436		0,5976	
	-0,0370		-0,0184
-0,6066		0,5792	
	-0,0177		-0,0096
-0,5889		0,5696	
	-0,0157		-0,0098
-0,5732		0,5598	
	+0,0032		+0,0032
-0,5764		0,5630	
	-0,0028		-0,0015
-0,5736		0,5615	

Die beste Annäherung liegt also zwischen den beiden letzten Wertepaaren. Für die endgültige Beziehung wird $a = 0,575$ und $b = 0,562$ gewählt. Dementsprechend lautet die Beziehung zwischen Durchgangsgeschwindigkeit und Füllung:

$$v = 0,266 \cdot F^{0,56}$$

Zwischen der Zeit und der in ihr noch vollständig durchlaufenden maximalen Füllung (ohne weitere Nahrungsaufnahme) berechnet sich dann die Beziehung:

$$t = 8,58 \cdot F^{0,44} \quad \text{I}$$

(t in 1/10 Std., F in 1/10 mm)

Setzt man am Tage eine kontinuierliche Nahrungsaufnahme und dabei eine etwa konstante Füllung der einzelnen Därme voraus, dann läßt sich durch Multiplikation der Funktionsgleichung (2) mit F für die Zeit t_F , in der bei konstanter Füllung (F_K) die Menge F_K gerade einmal ausgeschieden wird, folgende Gleichung aufstellen:

$$t_F = 3,76 \cdot F_K^{0,44} \quad \text{II}$$

Welche der beiden möglichen Situationen (I oder II) oder welche Zwischenform tatsächlich vorgelegen hat, ist kaum zu beurteilen. Bei der geringen Nahrungsmenge pro Larve und dem geringen Prozentsatz Larven mit Nahrung könnte die Zeit zwischen zwei erfolgreichen Nahrungsaufnahmen oder Aufnahmeperioden so lang sein, daß sie zum vollständigen Durchgang einer einmal aufgenommenen Menge ausreicht. Andererseits könnte bei kontinuierlicher Neuaufnahme der Darminhalt einer Larve im Durchschnitt über den Tag konstant bleiben und ein leerer Darm Ausdruck für geringe Nahrungsaufnahmefähigkeit sein. Der gleichmäßige, hohe Verdauungsgrad spricht für eine kontinuierliche Nahrungsaufnahme, wie sie auch ROSENTHAL (1969) erwähnt.

2.4 Abschätzung und Diskussion der Aufnahmerate und des Bedarfs an Nahrung

Um einen absoluten Maßstab zur Beurteilung der Ernährungssituation einer Population zu erhalten, ist es notwendig, die Aufnahmerate in Abhängigkeit vom Angebot und den Bedarf an Nahrung zu kennen. Auf verschiedenen Wegen versuchen einige Autoren bei Heringslarven hierüber eine Vorstellung zu gewinnen. NIKITINSKAYA (1958) hält aufgrund von Aufzuchtversuchen für Larven des Pazifischen Herings, die eben mit aktiver Nahrungsaufnahme beginnen, eine Konzentration von 22 000 Nahrungsorganismen pro m^3 oder 20-50 mg/ m^3 für notwendig. Aus experimentell bestimmter Durchgangsgeschwindigkeit der Nahrung durch den Darm berechnete ROSENTHAL (1969) eine von 13-14 mm-Larven täglich zu bewältigende Nahrungsmenge. Außerdem bestimmte ROSENTHAL die Suchleistung der Larven und schätzte aus diesen Informationen die für 13-14 mm-Larven notwendige Nahrungskonzentration auf 2000 bis 25000 Nauplien pro m^3 (ROSENTHAL & HEMPEL, 1970). Diese Werte stellen jeweils eine Unter- bzw. Überschätzung dar. LISHEV et al. (1960) stellten eine Beziehung zwischen der Nahrungskonzentration und der Häufigkeit junger Larven (zu Beginn der aktiven Nahrungsaufnahme) des Ostsee-Frühjahrsherings im Golf von Riga fest. Die höchste Larvenzahl lag bei einem Angebot von etwa 25000 Nahrungsorganismen pro m^3 vor, also einem Angebot, das den experimentell bestimmten Bedarf etwa entspricht. WALDMANN (1961) versuchte aus einem Vergleich der Organismenzahl im Darm mit der im Plankton zusammen mit der Larvenhäufigkeit auf die Ernährungsbedingungen für die Larven zu schließen. Den täglichen Nahrungsbedarf für 12-14 mm lange Heringslarven im Clyde kalkulierte BLAXTER (1966) aufgrund des Wachstums dieser Tiere und der Ergebnisse von HOLLIDAY, BLAXTER und LASKER (1964); WINBERG (1960) und IVLEV (1960). Der Stoffwechselbedarf, berechnet aus der Sauerstoffaufnahme aktiver Larven, und das Wachstum ergaben den Gesamtkalorienbedarf. Mit Hilfe der von ihm bestimmten Wassermenge, die die Larven pro Tag absuchen können, kommt BLAXTER dann auf eine notwendige Nahrungskonzentration von 0,011 mg Naßgewicht pro Liter.

In unserem Falle bietet sich die Möglichkeit, mit Hilfe der Wachstumsbestimmung (Kap. 2.2.1) eine ähnliche Kalkulation wie bei BLAXTER durchzuführen und den so erhaltenen Nahrungsbedarf mit der tatsächlich pro Larve aufgenommenen Biomasse zu vergleichen. Auf diese Weise läßt sich auch ohne direkte Planktonuntersuchungen eine grobe Vorstellung über die Nahrungsbedingungen der Heringslarven während des Untersuchungszeitraumes gewinnen. Zwar können Untersuchungen des Darminhalts nur einen augenblicklichen Zustand widerspiegeln, der starken kurzzeitigen Schwankungen unterworfen sein kann, aber eine Mittelung aus zwei Zustandsbildern im Abstand von 5 Tagen (aus beiden Wachstumsterminen) und die Bestimmung der Durchgangszeit (Kap. 2.3.4) dürften eine ausreichende Grundlage für eine größenordnungsmäßige Abschätzung der täglichen Aufnahmerate darstellen.

Aus den Summenhäufigkeitsverteilungen der Darmfüllungen

$$P = f(F)$$

und aus der Abhängigkeit der Durchgangszeit von der Füllung

$$t = f(F)$$

läßt sich eine Summenhäufigkeitsverteilung der Durchgangszeiten

$$P = f(t)$$

für jeden der beiden Wachstumstermine zeichnen. Die Fläche unter der Kurve wurde graphisch ermittelt; sie gibt, durch P dividiert, die mittlere Durchgangszeit an. Dieser Zeit entspricht eine mittlere Darmfüllung, die aus der Fläche unter der Kurve $P = f(F)$ zu berechnen ist. Aus der Zeit, die den Larven pro Tag zur Nahrungsaufnahme zur Verfügung steht (Kap. 2.3.4) läßt sich dann die Aufnahmerate bestimmen. Dabei sollen hier keine tageszeitlichen Unterschiede in der Darmfüllung berücksichtigt werden. Der für den ganzen Tag angenommene Mittelwert wurde für beide Termine nur aus Nachmittagsfängen gewonnen. Bei allmählichem Anstieg der Füllung während des Tages, wie von Hentschel beschrieben, hier allerdings nicht wiedergefunden wurde, würde die so ermittelte Aufnahmerate eine Überschätzung darstellen.

Für den ersten Termin ergibt sich aus einer durchschnittlichen Füllung pro Larve mit Nahrung von ca. 0,7 mm und einer mittleren Durchgangszeit von 0,79 Stunden eine Durchgangsgeschwindigkeit von 0,95 mm/h. Mollusken und Eier wurden nicht aufgenommen, somit entspricht dieser Wert nach der in Kap. 2.3.2 beschriebenen Umrechnung 3,6 µg Biomasse (Trockengewicht) pro Stunde.

Beim zweiten Termin beträgt die durchschnittliche Füllung etwa 2,5 mm, die mittlere Durchgangszeit 1,37 Stunden und damit die Geschwindigkeit 1,85 mm/h. Nach Abzug des Anteiles Mollusken und Eier (1,8 %), berechnen sich daraus etwa 7 µg/h.

Der Unterschied zwischen beiden Terminen beruht z.T. auf dem Größenunterschied der jeweils untersuchten Larven, vorwiegend aber wahrscheinlich auf einem veränderten Nahrungsangebot (vgl. Kap. 2.3.3.1). Für die weitere Berechnung wird die mittlere Aufnahmerate von etwa 5,3 µg Biomasse verdaubarer Organismen pro Stunde verwendet.

Bei einer Freßzeit von 14 Stunden pro Tag beträgt die mittlere tägliche Aufnahme etwa 74 µg Trockenmasse. Nach WINBERG (1960) wird von Fischen allgemein bei natürlichen Ernährungsbedingungen etwa 80 % der aufgenommenen Nahrungsmenge assimiliert. LASKER (1970) gibt für die Pazifische Sardine bei Fütterung mit Artemia einen Wert von 83 % an. Setzt man in unserem Falle eine entsprechende Assimilation voraus, dann werden von einer Larve mit Nahrung täglich im Durchschnitt ca. 60 µg Trockenmasse verwertet. Bezogen auf alle Larven liegt der Wert dann bei etwa 30 µg.

Diesem Aufnahmewert soll nun eine grobe Abschätzung des Nahrungsbedarfs für Wachstum und Stoffwechsel gegenübergestellt werden. Setzt man bei Heringslarven und deren Beuteorganismen einen größenordnungsmäßig gleichen Energiegehalt pro Einheit des Trockengewichtes voraus, dann ergibt sich der Nahrungsbedarf für das Wachstum der Larven aus deren Gewichtszuwachs. Die mittlere Länge der untersuchten Larven beider Termine beträgt 15,64 mm, der mittlere Längenzuwachs etwa 0,85 mm pro Larve in 5 Tagen. Dementsprechend soll die Gewichtszunahme für eine Längenverschiebung von 15,21 auf 16,06 mm betrachtet werden. Durch logarithmische Interpolation

zwischen den vorliegenden Gewichtsbestimmungen für Larven der Wachstumsstationen erhält man einen Gewichtszuwachs von 0,489 mg auf 0,603 mg, im Mittel also etwa 0,023 mg pro Tag und Larve.

Die Sauerstoffaufnahme dieser Larven kann nach den Ergebnissen von HOLLIDAY, BLAXTER und LASKER (1964) abgeschätzt werden. Diese Autoren fanden für wenige Tage alte, nicht betäubte Larven bei 8° C einen Sauerstoffverbrauch von 3,37 µg pro mg Trockengewicht und Stunde. Bei einem mittleren Gewicht von 0,546 mg (entsprechend der mittleren Länge der untersuchten Larven von 15,64 mm) beträgt demnach die tägliche Aufnahme etwa 0,044 ml Sauerstoff. Allerdings nimmt mit zunehmender Größe der Tiere der Sauerstoffverbrauch, bezogen auf das Körpergewicht, ab (z.B. WINBERG, 1960). Somit wird die Verwendung des Wertes von HOLLIDAY et al. für kürzlich geschlüpfte Larven bei 15 mm langen Individuen zu einer Überschätzung führen. Durch die unterschiedliche Temperatur (im Experiment 8° C, in der Nordsee zur Fangzeit 11-12° C) und der dadurch bedingten Erhöhung der Sauerstoffaufnahme (WINBERG, 1960; HOLLIDAY et al. 1964) kommt es dagegen zu einer Unterschätzung. Das gleiche gilt für die zu wenig berücksichtigte Bewegungsenergie.

Eine gewisse Kontrolle dieser Abschätzung ist durch eine zusätzliche Kalkulation mit Hilfe der Formel von WINBERG (1960) für den Standardstoffwechsel zu erreichen: $Q = 0,3 \cdot W^{0,8}$ (Q = Sauerstoffaufnahme in ml/h bei 20° C, W = Lebendgewicht des Fisches in g). Hieraus ergibt sich ein Wert von $Q = 0,00266$ ml/h bei 20° C. Umgerechnet auf 11° C (Division durch 2,4; WINBERG, 1960), liegt der tägliche Verbrauch bei 0,0266 ml Sauerstoff. Nimmt man für den Gesamtstoffwechsel den doppelten Standardwert (WINBERG, 1960), so ergibt sich ein Verbrauch von etwa 0,053 ml pro Tag. Dies ist sicherlich keine Überschätzung, wenn man berücksichtigt, daß die Sauerstoffaufnahme bei aktiven Larven bis zu 9-10mal höher liegen kann als in Ruhe (HOLLIDAY et al., 1964), die Larven am Tage nur etwa 1/3 der Zeit inaktiv sind (ROSENTHAL & HEMPEL, 1970) und sie auch nachts in Bewegung bleiben (WOODHEAD & WOODHEAD, 1955).

Mittels des oxicalorischen Koeffizienten von 4,77 (WINBERG, 1960) läßt sich aus der Sauerstoffaufnahme ein täglicher Energiebedarf für den Stoffwechsel von etwa 0,21 (0,25) cal ableiten. Zur Umrechnung des Kaloriewertes in mg Copepoden-Trockenmasse wird ein Umrechnungsfaktor von 0,2 angenommen (vgl. IVLEV, 1960; LASKER, 1970; PETIPA et al., 1970). Damit ergibt sich für den Stoffwechsel ein täglicher Nahrungsbedarf von mindestens 0,042 (0,050) mg pro Larve.

Einer mittleren Nahrungsaufnahme von bestenfalls 30 µg Trockenmasse pro Larve steht also ein Stoffwechselbedarf von mindestens 42 µg gegenüber. Hinzu kommt der Bedarf für das Wachstum, mit etwa 23 µg pro überlebender Larve (s. o.). Diese Werte, bei denen die Aufnahme eine Überschätzung und der Bedarf eine Unterschätzung darstellen, lassen auf einen sehr großen Anteil verhungender Larven und auf eine dementsprechend hohe, durch Nahrungsmangel bedingte Sterblichkeit schließen.

Aufgrund der offensichtlich sehr ungünstigen Ernährungsbedingungen könnte man vermuten, daß die Larven ohne Nahrung (~ 50 %, vgl. Kap. 2.3) zum größten Teil am Verhungern waren und nicht mehr an der Nahrungsaufnahme beteiligt. Die Überlebensdauer verhungender Larven hat BLAXTER (1965) im Experiment untersucht. Mit Wildplankton angefütterte 14-15 mm-Larven starben bei 12° C im Durchschnitt nach 9 Tagen ohne Nahrung. Dieser experimentell gefundene Wert ist nicht direkt auf Larven in See zu übertragen, da die Nahrungsaufnahme dort allmählich, mit zunehmender Schwäche der Larven, absinkt und nicht, wie im Versuch, ein plötzlicher Wechsel vorliegt. Larven, die in See nicht mehr in der Lage sind, eine Beute zu fangen, müßten also schon nach kürzerer Zeit sterben, da sie durch die verringerte Nahrungsaufnahme vorher bereits geschwächt sind.

Nimmt man nun für den sicher etwas zu hohen Anteil von 50 % aller Larven (s. o.) die zum Ausgleich dafür ebenfalls zu hohe Überlebensdauer von 9 Tagen an, dann ergibt sich nach der Formel: $(N_0 - N_t)/N_0 = 1 - e^{-zt}$ von BEVERTON & HOLT (1957) eine tägliche Sterblichkeitsrate von ungefähr 7 %.

(N_0 = Anzahl Larven zum Untersuchungszeitpunkt, N_t = Anzahl Larven nach t Tagen, z = Sterblichkeitsexponent, t = Zeit in Tagen.) Dieser sehr grobe Schätzwert für die nahrungsbedingte Sterblichkeit zeigt eine ganz gute Übereinstimmung mit den Ergebnissen der Mortalitätsberechnungen von GRAHAM & DAVIS (1968) für Heringslarven im Sheepscoot-Mündungsgebiet von Maine. In den Monaten Dezember und Januar mehrerer Jahre erhielten sie für Larven um 20 bzw. 25 mm tägliche Sterblichkeitsraten von 1-4 %. Das Planktonangebot war für diese Larven im Winter besonders gering und der Prozentsatz leerer Därme (~ 50 %) im Vergleich zu anderen Jahreszeiten am niedrigsten (SHERMAN & HONEY, 1968).

3. Larven von Frühjahrslaichern aus der Schlei

An der Küste Schleswig-Holsteins liegen einige nicht unbedeutende Laichplätze für den Ostsee-Frühjahrs-Hering: Die untere Trave mit dem Dassower See und der Pönitzer Wiek (KUPFFER, 1878; GROSCH, unveröffentlicht), die Kieler Förde (NEB, 1952), der Nord-Ostsee-Kanal (BRANDHORST, 1955) und die Schlei (NELLEN, 1963). Die beiden zuletzt genannten Gewässer eignen sich am besten für quantitative Untersuchungen über die Aufwuchsbedingungen und Entwicklung der Heringslarven, da sie nur schmal sind, auf der ganzen Länge für einen kleinen Forschungskutter schiffbar und ohne breite Verbindung zur freien Ostsee. In dem durch Schleusen abgetrennten Kanal würden die Untersuchungen allerdings durch den regen Schiffsverkehr behindert.

Die Schlei, eine weit ins Land hineinziehende, sehr schmale Förde, steht lediglich durch einen engen Zugang mit der Ostsee in Verbindung, gegen die sie außerdem durch eine hohe Bodenschwelle abgeschlossen ist. Sie zeichnet sich neben der allmählichen Abnahme des Salzgehalts, vom Polyhalinikum bis ins Oligohalinikum, durch besonderen Nährstoffreichtum und hohe Planktondichte aus. NELLEN (1963) stellte die Schlei als Fischereigewässer ausführlich dar, unter besonderer Berücksichtigung ihrer Bedeutung als Laichplatz und Aufwuchsgebiet für die Frühjahrsheringe. Der Beginn der Laichzeit, die sich etwa von März bis Mai erstreckt, ist weitgehend von der Wassertemperatur abhängig, deren allmählicher Anstieg von innen nach außen auch ein entsprechend zeitlich gestaffeltes Ablaichen bewirkt. Über Wachstum der Larven im Zusammenhang mit dem Nahrungsangebot liegen bisher (MEYER, 1878 und NELLEN, 1963) erst einige allgemeine Bemerkungen vor, obwohl dieses Gewässer für genauere Untersuchungen zur Nahrung und Entwicklung der Heringslarven unter optimalen Bedingungen besonders geeignet erscheint. Die Veränderung in der Artenzusammensetzung des Planktons, vom mehr limnisch bestimmten Gebiet der Innenschlei bis zum mehr marin beeinflussten äußeren Schleiabschnitt versprach außerdem Aufschlüsse über eine eventuelle Nahrungsselektion durch die Larven.

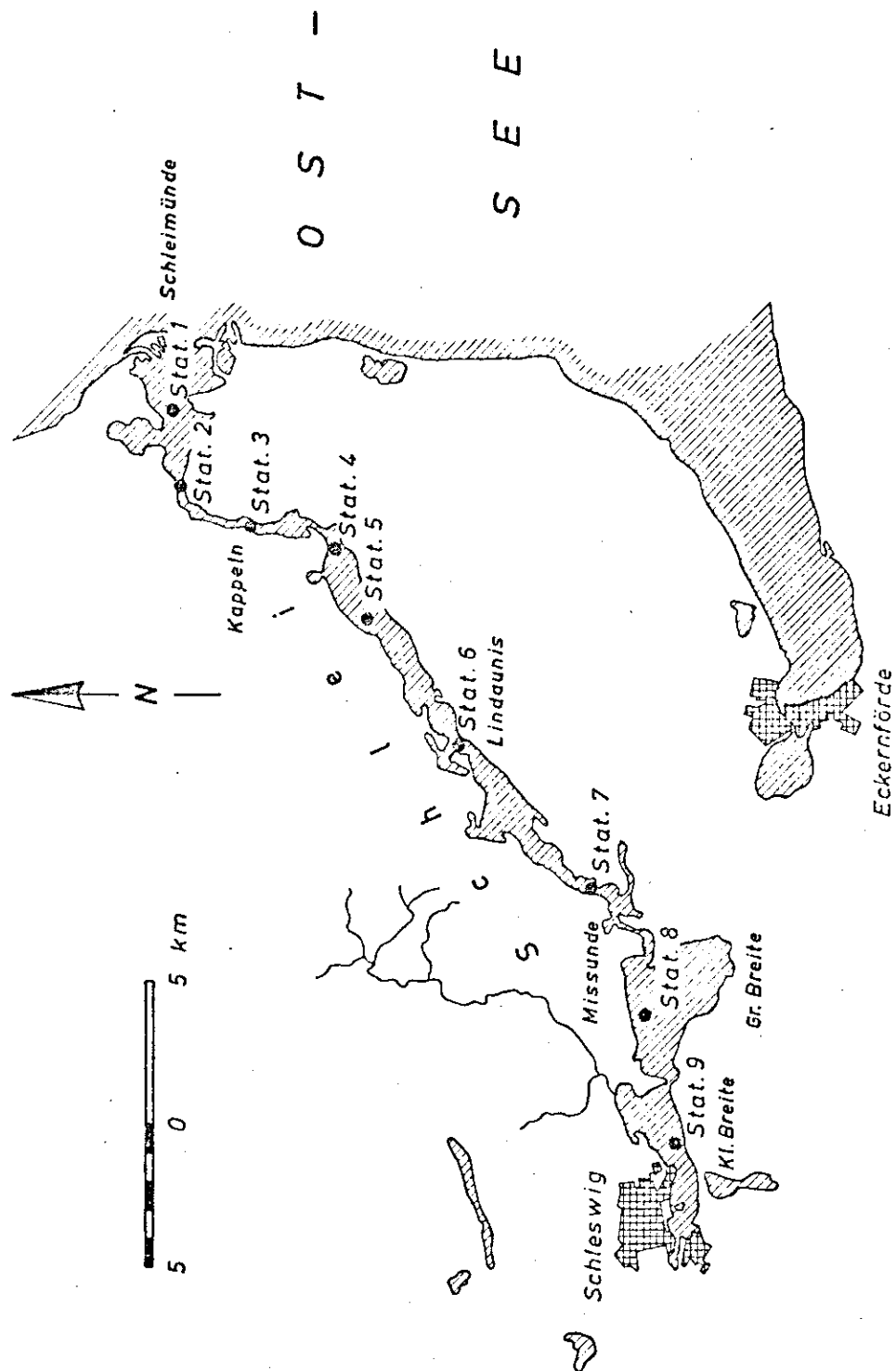


Abb. 15: Lage der Stationen in der Schlei

3.1 Methoden

3.1.1 Materialsammlung

Mit dem Forschungskutter "Hermann Wattenberg" des Instituts für Meereskunde Kiel, konnten auf 9 über die gesamte Länge der Schlei verteilten Stationen (Abb. 15) an 3 Terminen im Abstand von 1 Monat bzw. 2 Wochen Planktonfänge durchgeführt werden. Die Fahrten wurden entsprechend dem voraussichtlichen Auftreten der Heringslarven auf Ende April (29. u. 30.), Ende Mai (28.) und Anfang Juni (11. u. 12.) festgelegt.

Als Fanggerät für Heringslarven diente ein Nackthai (Kap. 1.2), ausgerüstet mit einem Strommesser im Einstromkegel, einem Netz von 300 μ Maschenweite und dem ebenfalls im Kap. 1.2 beschriebenen Zusatznetz (Baby-Hai) mit einer Maschenweite von 55 μ für den Fang von Mikroplankton. Von der Maifahrt stehen außerdem in Zusammenarbeit mit HARTMANN gewonnene Fänge mit einem Neustonschlitten nach DAVID (1965) aus den 0-8 cm und 8-25 cm Mikroschichten zur Verfügung (HARTMANN & SCHNACK 1969). Die Netze dieses Gerätes hatten ebenfalls eine Maschenweite von 300 μ .

Auf jeder Station schleppte der Forschungskutter den Hai seitlich, soweit möglich zweimal die gleiche Strecke in gleicher Richtung, mit einer Geschwindigkeit von durchschnittlich 4,5 km. Auf der ersten Fahrt, im April, fischte der Hai beide Male in etwa gleicher mittlerer Tiefe (1-3 m, je nach Lottiefe), auf den beiden folgenden Fahrten jeweils einmal in mittlerer Tiefe und einmal direkt unter der Oberfläche etwa 2 m seitlich vom Schiff. Dabei durchfuhr das notwendigerweise unter dem Hai angebrachte Zusatznetz jeweils eine 33 cm tiefer liegende Wasserschicht. Im engen Fahrwasser der inneren Schlei (Stat. 8 u. 9) war es nicht möglich, mit dem Schiff zu wenden; hier wurden die Hols direkt anschließend in gleicher Richtung durchgeführt. Der Neustonschlitten befischte seine meist zwischen den Haistationen liegenden Strecken nur einmal, mit der gleichen Geschwindigkeit wie der Hai und bei einem seitlichen Abstand vom Schiff von etwa 3 m.

Nach dem Fang wurden die Proben sofort in 4 %igem Formaldehyd, gepuffert mit Hexamethylentetramin, konserviert und etwa ein halbes Jahr später bearbeitet.

3.1.2 Auswertungsmethoden (Heringslarven)

Larvenhäufigkeit: Aus allen Fängen wurden die Heringslarven entweder vollständig aussortiert oder bei sehr reichhaltigen Proben nur aus einem definierten Teil des Fanges gewonnen. Die Teilung erfolgte mit Hilfe eines verbesserten 10fach-Teilers nach KOTT (1953) bzw. eines 2fach-Teilers nach FOLSOM (McEWEN et al., 1954). Von WEIKERT (1970) durchgeführte Tests mit dem auch hier benutzten 10fach-Teiler weisen darauf hin, daß bei längeren Organismen größere Fehler auftreten. Zur Abschätzung der Gesamtzahl Heringslarven in reichen Fängen wurden daher bei Längen über 10 mm (Mai- und Junifahrt) mehrere Zehntel (meist 5) ausgezählt bzw. später mit Hilfe des 2fach-Teilers halbe oder viertel Proben. Testzählungen ergaben für eine Halbierung mittels 10fach-Teiler eine Unsicherheit von durchschnittlich $6,2 \% \pm 2,2$, beim 2fach-Teiler etwa $3,9 \% \pm 0,9$.

Zum Vergleich der Fänge wurde die Zahl der tatsächlich gefangenen Larven auf einen Einheitsfang umgerechnet. Als Grundlage dazu diente die Strommesseranzeige, die vorher durch Hin- und Herschleppen zwischen zwei Tonnen mit bekanntem Abstand geeicht worden war (100 % Filtrationsleistung angenommen).

Längenverteilung: Für alle Fänge (Mai und Juni) wurde die Längenzusammensetzung der Heringslarven aus Teilproben ermittelt. Die Messung der Standard-Länge auf den unteren Millimetern erfolgte wie in Kap. 2.1.2 beschrieben. Erfahrungsgemäß lassen sich subjektive Beeinflussungen der Meßergebnisse nicht ausschließen. Es wäre daher wünschenswert, daß nur eine Person alle Messungen durchführt, um so eine möglichst gute Vergleichbarkeit der Ergebnisse zu erzielen. Bei dem großen Material war es aber notwendig, diese Aufgabe zwei Bearbeitern zu übergeben. Um die Meßgenauigkeit abschätzen zu können, haben beide Bearbeiter einige Proben unabhängig voneinander durchgemessen. Die Mittelwerte unterscheiden sich nur sehr gering zwischen den Bearbeitern, jedoch liegt eine einheitliche Tendenz vor, so daß bei einem paarweisen Vergleich der Mittelwerte sich ein signifikanter Unterschied ergibt. Er liegt im Mittel bei 0,25 mm. Dementsprechend wurden die mittleren Längen vor weiterer Verwendung jeweils um die Hälfte dieser Abweichung vermehrt bzw. vermindert.

Darminhaltsanalysen: Für die Nahrungsuntersuchungen wurden

Larven bestimmter Größe ausgesucht. Von der Maifahrt waren es die beiden am häufigsten vertretenen Längengruppen 14 mm und 19 (bzw. 20) mm, aus dem Juni die größeren Gruppen 19 und 24 mm - entsprechend dem Zuwachs. Von 6 Stationen jeder Fahrt wurden die Därme von 10 Larven je Hol- und Größengruppe untersucht. Präparation und Protokollierung erfolgte auf die in Kap. 2.1.2 beschriebene Weise.

Gewichtsbestimmung: Die vom Darm befreiten Larven wurden, soweit sie nicht beschädigt waren, für Trockengewichtsbestimmungen weiterverwendet. Zu diesem Zweck wurden sie mit aqua dest. gewaschen, im Trockenofen bei 50° C bis zur Gewichtskonstanz getrocknet und im Exsiccator an die Raumtemperatur angeglichen. Als Meßgerät diente eine Mettler Balkenwaage mit einer Ablesegenauigkeit von 0,05 mg. Meist wurden etwa 10 Larven zusammen gewogen. In Anhang II aufgeführte Gewichte stellen Mittelwerte aus je 3 Wägungen, direkt aus dem Exsiccator heraus, dar. Für mehrere Larvengruppen wurde zusätzlich das mittlere Gewicht ihrer Därme (mit dem jeweiligen Nahrungsinhalt) bestimmt. Wegen der geringen Masse erfolgte Trocknung und Wägung wie im folgenden Kapitel für die Planktonorganismen beschrieben.

3.1.3 Auswertungsmethoden (Wirbellosen-Plankton)

Organismenzahl: Von den Baby-Hai-Fängen diente meist nur jeweils 1/10, 1/100 oder 1/1000 der Analyse, hergestellt mit dem 10fach-Teiler nach KOTT (1953). Die verschiedenen Arten bzw. Organismengruppen - die Gruppierung entspricht der bei den Darminhaltsuntersuchungen - wurden in einer BOGOROW-Schale (Grabenbreite 1 cm) unter dem Binokular bei 8- bis 50facher Vergrößerung ausgezählt. Wegen sehr großer Unterschiede in der Häufigkeit war es notwendig, für verschiedene Gruppen unterschiedlich große Teilproben durchzumustern. Dabei wurden kleine, seltene Formen nicht den seltenen größeren gleichwertig behandelt, denn eine genaue Bestimmung der Zahl aus einer entsprechend großen Teilprobe ist bei kleinen.

Organismen sehr mühsam und der Zeitaufwand stünde in keinem Verhältnis zu dem geringen Gewinn an Genauigkeit bei Berechnung der Gesamtbiomasse. Die Größe der Teilproben wurde so gewählt, daß die Anzahl wichtiger Organismen möglichst über 100 (bis zu etwa 4000 bei Nauplien) lag, um somit den theoretischen Fehler, entsprechend der Poisson-Verteilung (vgl. KOTT, 1953) unter 10 % zu halten.

Längenmessungen: Zum Vergleich mit den Ergebnissen aus den Darmuntersuchungen und zur Abschätzung der Gesamtbiomasse mußte die Längenverteilung der Organismen im Plankton festgestellt werden. Da bei den Copepoden im Larvendarm häufig das Abdomen abgeknickt oder -getrennt war, erwies es sich als vorteilhaft, nur die Cephalothorax-Länge zu bestimmen. Dieses Maß gibt auch ROBERTSON (1968) bei Bestimmung der Beziehung zwischen Trockengewicht und Länge verschiedener calanoider Copepoden an. Harpacticiden wurden von dieser Regelung ausgenommen; bei ihnen konnte die Gesamtlänge sowohl bei Tieren aus den Därmen als auch aus dem Plankton sehr viel schneller ermittelt werden. Die Längen verstehen sich im übrigen alle ohne Borsten. Bei Schnecken- und Muschellarven wurde der größte Durchmesser angegeben, die Längenverteilung bei Polychaetenlarven konnte nur sehr grob abgeschätzt werden.

Gewichtsbestimmungen: ROBERTSON (1968) hat für einige calanoide Copepoden der Nordsee Beziehungen zwischen Trockengewicht und Länge aufgestellt. Wenn auch gebietsmäßige, jahreszeitliche und wahrscheinlich auch jährliche Unterschiede vorhanden sein können, so dürften die von Robertson angegebenen Daten im Rahmen der zu erreichenden Genauigkeit für die in Kap. 2 behandelten Nordseeproben benutzbar sein. Für die Schleie dagegen waren eigene Gewichtsbestimmungen notwendig. Von verschiedenen Größenbereichen jeweils einer Organismengruppe wurde das Trockengewicht auf folgende Weise ermittelt: Eine bestimmte Anzahl von Tieren (abhängig von der Größe) wurde aus der Probe aussortiert, mit aqua dest. gewaschen, gemessen und auf einen kleinen Aluminiumlöffel übertragen. Bei geringer Größendifferenz von sehr kleinen Formen konnte nur die Anzahl festgestellt werden, die mittlere Länge lieferte die Längenzusammensetzung

in der Probe. Zum Waschen wurden die formolfixierten Tiere in ein Glasröhrchen (10 cm³) überführt, aus dem 5-10mal das Wasser bis auf einen kleinen Rest abpipettiert und anschließend mit aqua dest. wieder aufgefüllt wurde. Fehler durch eventuell noch vorhandene Rückstände aus der Flüssigkeit, die den Organismen beim Überführen auf die Löffel anhaftete, konnten gleichzeitig ausgeführte Blindproben ausschließen.

Die Aluminiumlöffel trockneten über Nacht in einem Exsiccator mit Silika Gel. Vorversuche ergaben, daß bei den hier verwendeten Mengen bereits nach wenigen Stunden Gewichtskonstanz erreicht war. Zur Gewichtsbestimmung diente eine Satorius-Torsionswaage mit 2,5 mg Gesamtauflage und einer Ablesegenauigkeit von $\pm 0,005$ mg. Die in Tab. 13 aufgeführten Gewichtsangaben stellen Mittelwerte aus je 3 Wägungen dar, die jeweils direkt aus dem Exsiccator heraus erfolgten. Dabei waren sie der Luftfeuchtigkeit im Raum weniger als fünf Minuten ausgesetzt, eine Zeit, in der nach LOVEGROVE (1966) die Gewichtszunahme noch unbedeutend ist (ca. 2 %).

Die hier erhaltenen Gewichtswerte von fixiertem Material sind nicht direkt mit den von ROBERTSON bestimmten Werten vergleichbar, da dieser Autor frisches bzw. nur schwach und kurzzeitig fixiertes Material benutzt hat. Nach OMORI (1970) liegt das Trockengewicht von formolfixiertem Plankton um etwa 50 % niedriger als das Gewicht nach Trocknung des frischen Materials.

3.2 Verteilung der Heringslarven

3.2.1 Zeitlich und regionales Auftreten der Larven

Entsprechend der besonderen Bedeutung der Schlei als Laichplatz für den Frühjahrshering der westlichen Ostsee, liegen bereits recht frühe Beobachtungen über das Laichen und die Larvenentwicklung in diesem Gewässer vor. Während z.B. KUPFFER (1878) aufgrund von Eifunden die Große und Kleine Breite als Hauptlaichplatz erkannte, berichtete MEYER (1878) über Larvenfänge. NEUBAUR (1936) bezeichnet ebenfalls die Große Breite als Hauptlaichgebiet und NELLEN (1963) bestätigt, daß auch nach der verstärkten Eutrophierung die Heringe weiterhin den innersten Bereich ihres Laichgebietes aufsuchen. Die neuen Untersuchungen ergeben nun ein etwas verändertes Bild.

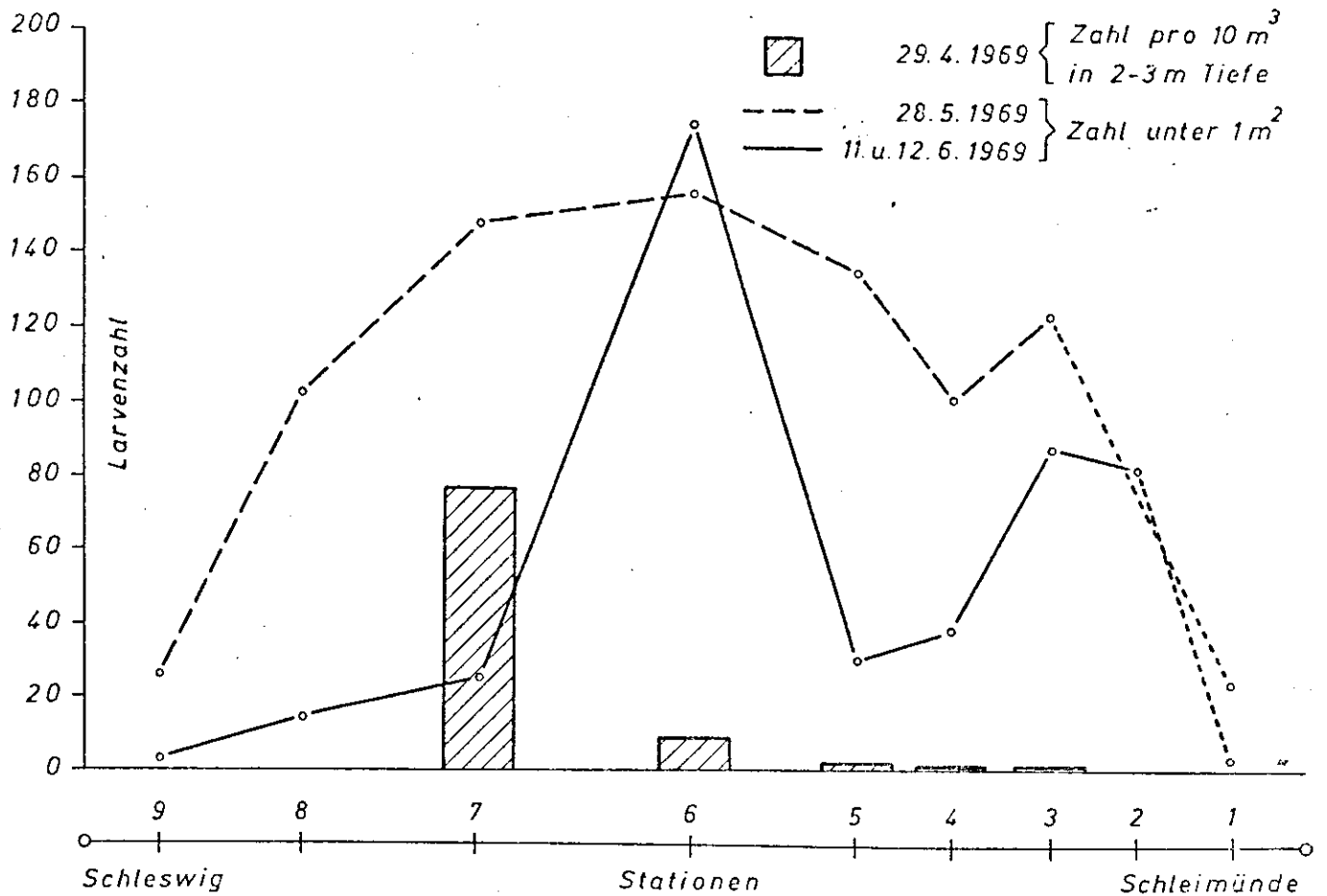


Abb. 16: Regionale Verteilung der Heringslarven in der Schlei an drei Terminen.

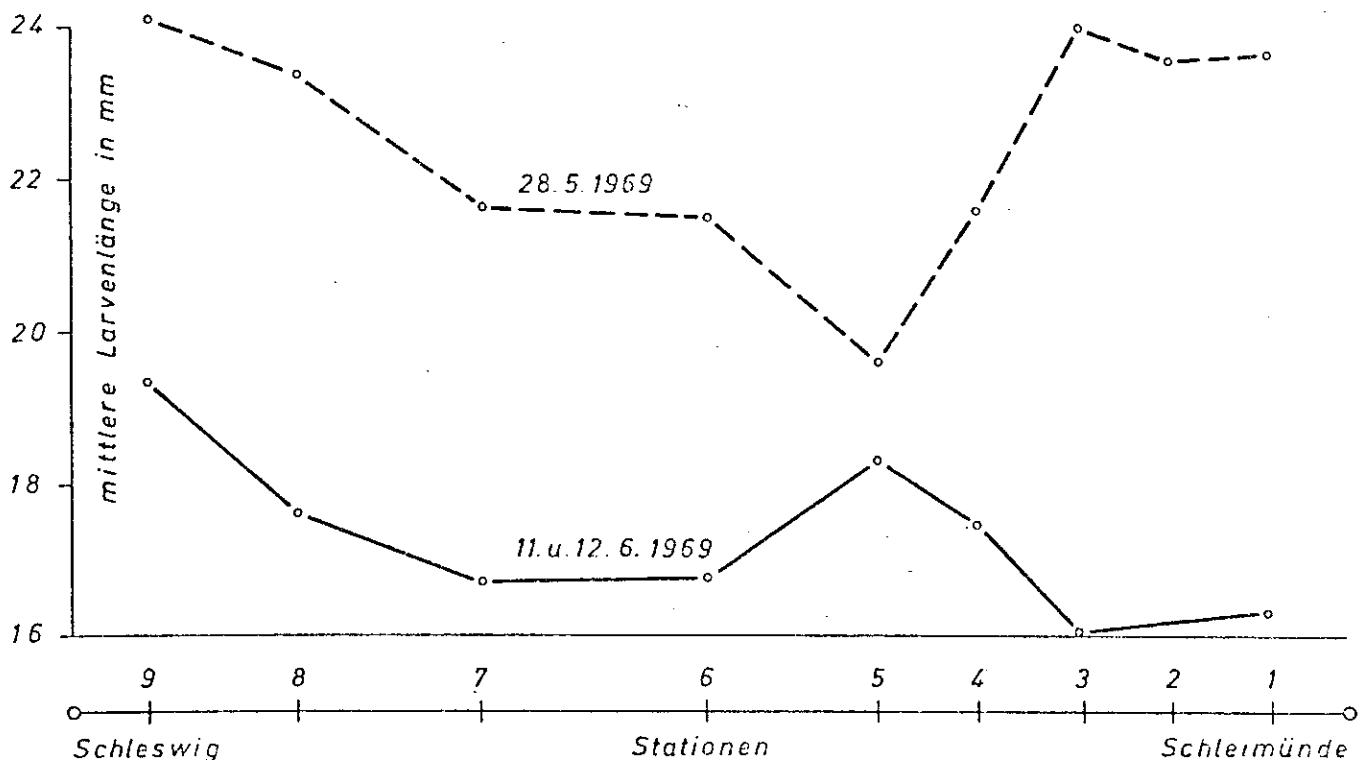


Abb. 17: Regionale Veränderung der mittleren Larvenlänge in der Schlei am 28.5. und 11/12.6.1969.

1. Fahrt: Auf der ersten Orientierungsfahrt am 29. und 30. 4.

1969 in die Schlei zeigte sich, daß die ersten Heringslarven in diesem Jahr erst vor wenigen Tagen geschlüpft waren; etwa 2/3 aller Larven trugen noch einen Dottersack. Die Dauer des Dottersackstadiums ist abhängig von der Eigröße und der Temperatur. Nach den Untersuchungen von KUPFER (1878), ALTNÖDER (1929) und BLAXTER & HEMPEL (1963) ist in diesem Fall eine Zeit von 3-5 Tagen anzunehmen. Die Länge der Larven schwankt nur gering (6-8 mm) und liegt im Durchschnitt bei 7 mm.

Verglichen mit den späteren Fahrten war die Larvenzahl noch recht gering und beschränkte sich vor allem auf die Stat. 7 bei Königsbungen. In der Nähe dieser Station lag offenbar der erste größere Laichplatz, von dem aus ein Teil der Larven mit seewärts gerichteter Strömung verdriftet worden ist. Abb. 16 und Tab. 7 zeigen die Abnahme der Larvenkonzentration in Richtung Ostsee. Die Fänge auf den innersten und äußersten Stationen erbrachten keine Larve. Von innen nach außen nahm die Oberflächentemperatur von 10,2° C (Stat. 9) bis auf 8,5° C (Stat. 1) ab. Auf der Stat. 7, also in der Nähe des Laichplatzes, betrug die Temperatur zur Fangzeit 10,1° C an der Oberfläche und 9,0° C am Boden.

Tabelle 7 : Fangergebnisse vom 29. 4. 1969

Station	9	8	7	6	5	4	3	2	1
Fangzeit	18.25	17.50	17.00	16.10	15.15	14.30	13.45	13.00	11.50
Larvenzahl pro Hol	-	1	270	60	15	14	3 (+1)	- (+1)	-
Larvenzahl pro 10 m ³	-	-	78,1	9,1	1,8	0,9	0,9	-	-
2/3 der Larven mit Dottersack; Länge 6-8 mm, im Mittel ca. 7 mm; in Klammern: ca. 30 mm lange Larven									

Vereinzelte gefangene größere Heringslarven um 30 mm gehören mit Sicherheit nicht zur Frühjahrsbrut sondern können - wie NELLEN (1963) ausführlicher diskutiert - aus der Ostsee eingewanderte Herbstlarven sein.

2. Fahrt: Die zweite Aufnahme des Gebietes erfolgte am 28.5., also etwa einen Monat nach dem Schlüpfen der ersten Larven. Wie in Kap. 3.1.1 berichtet, wurde hier zusätzlich zum Nackthai ein David-Neuston-Schlitten eingesetzt. Die Verbreitung der Heringslarven wurde bereits nach einer ersten groben Analyse (Messen des Absetzvolumens) dargestellt (HARTMANN & SCHNACK, 1969). Auszählungen der Fänge ergaben, daß das Absetzvolumen ein überraschend gutes Maß für die Larvenzahl darstellt. Allerdings darf die mittlere Länge der Larven keine großen Unterschiede aufweisen und ihre Anzahl nicht zu gering sein (Anhang III).

Angaben über die Larvenmenge nur für bestimmte Tiefenhorizonte der Stationen, wie in oben genannter Arbeit, zeigten bereits, daß zu diesem Zeitpunkt die Larven über die gesamte Schlei verteilt waren, wobei im inneren und äußeren Abschnitt die Zahl stark absank. Für die Gesamtlarvenzahl pro Station, erhalten durch Interpolation zwischen den bekannten Horizonten (hierzu Kap. 3.3), ergibt sich ein Maximum bei Stat. 6 und eine allmähliche Abnahme in beide Richtungen (Abb. 16, Tab. 8). Auf Stat. 3 deutet sich ein geringerer zweiter Gipfel an. Stat. 2 wurde auf dieser Fahrt nicht befischt; möglicherweise würde durch Werte dieser Station der zweite Gipfel stärker in Erscheinung treten. Eine besonders geringe Larvenzahl bei Maasholm (Stat. 1) unterstützt die eingangs erwähnte Annahme, daß eine Abwanderung von Larven aus der Schlei in die Ostsee während des Zeitraumes der Untersuchungen nicht zu befürchten ist.

Die mittlere Länge der Larven im Durchschnitt über die Gesamttiefe unterscheidet sich zwischen den einzelnen Stationen offenbar nicht nur zufällig. Von Stat. 6 und 7 aus steigt sie in beide Richtungen an, fällt aber über Stat. 5 hinaus wieder ab (Abb. 17, Tab. 8). Da für Stat. 1 nur Oberflächenholz zur Verfügung stehen, ist die berechnete mittlere Länge dort sehr unsicher; in Anbetracht der vertikalen Größenstaffelung (Kap. 3.1.2) stellt sie sicherlich einen zu hohen Wert dar.

Diese Verteilung der Larven und ihrer mittleren Längen läßt sich in Zusammenhang bringen mit der Darstellung von NEB (1952), BRANDHORST (1955) und NELLEN (1963) über das Laich-

Tabelle 8 : Mittlere Anzahl und Länge der Heringslarven in der Schlei
(zwischen den Fangtiefen interpoliert)

	Stationen	9 8 7 6 5 4 3 2 1													gewogenes Mittel
		rel.Abstand d. Stat.													
28.5.69	Anzahl / 16 m ²	419	1655	2400	2550	2195	1624	2005					388	1753	
	mittlere Länge (mm)	19,31	17,62	16,74	16,75	18,31	17,46	16,02					16,30	17,06	
	Länge x Anzahl / 16 m ²	8092	29161	40166	42710	40187	28357	32133					6323	31882	
11/12.6.69	Anzahl / 16 m ²	52	241	411	2845	483	627	1412	1327	44				965	
	mittlere Länge (mm)	24,13	23,43	21,65	21,50	19,60	21,57	24,01	23,62	23,65				22,00	
	Länge x Anzahl / 16 m ²	1243	5652	8907	61162	9475	13529	33907	31345	1000				21231	

verhalten der Frühjahrsheringe in den Küstengewässern: Anfangs suchen die Heringe die wärmeren inneren Bereiche auf, mit steigender Temperatur verlagern sich die Laichplätze allmählich weiter seewärts. Für die Schlei nimmt NELLEN aufgrund seiner Fänge, unterstützt durch den gleichförmigen Temperaturgang zwischen Schleswig und Kappeln, keinen allmählichen Rückzug sondern eine mehr sprunghafte Verlagerung an. - Im Hinblick auf dieses Verhalten dürfte das Hauptlaichgebiet in der Schlei 1969 im Bereich zwischen Lindaunis und Missunde (Abb. 15) gelegen haben, da die erste Ansammlung von Dottersack-Larven wie berichtet am 29. April bei Königsbungen (Stat. 7) gefunden wurde und sich auch einen Monat später auf Stat. 7 und 6 niedrige mittlere Larvenlängen ergaben. Im Bereich zwischen Kappeln und Schleimünde kann man ein weiteres, späteres Laichen annehmen, worauf eine bei Stat. 1 deutlich hervortretende Population sehr junger Larven mit einem Häufigkeitsgipfel bei 7-8 mm hinweist (Abb. 18). Der Anstieg der mittleren Länge in Richtung Stat. 5 und der Rückgang von Larven unter 10 mm zeigt eine klare Trennung der beiden Laichplätze an. Damit bestätigt sich die oben erwähnte sprunghafte Verlagerung des Laichplatzes.

Die Lage des Hauptlaichgebietes steht dagegen im Widerspruch zu früheren Ergebnissen (KUPFFER, 1878; NEUBAUER, 1936; NELLEN, 1963), die alle die Große und Kleine Breite als bevorzugtes Laichgebiet ausweisen. In diesem Gebiet liegt die mittlere Larvenlänge in unseren Fängen besonders hoch (Abb. 18), und es wurden kaum Larven unter 10 mm gefangen. Man kann daher annehmen, daß 1969 kein Laichen in dem früher bevorzugten Gebiet stattgefunden hat, sondern, daß sich die Larven sekundär dorthin ausgebreitet haben. Nach BRANDHORST (1955) spielt der Salzgehalt für das Laichen der Heringe im Nord-Ostsee-Kanal keine Rolle, solange nicht eine untere Grenze von 4 ‰ erreicht ist. In der Schlei lagen die Werte während der Untersuchung von NELLEN (1963) auch im innersten Bereich stets über dieser Grenze. Die Daten von NELLEN und RHEINHEIMER (1970) für 1964 und 1965 zeigen aber, daß durchaus Salzgehalte unter 4 ‰ während der Laichzeit auftreten können. Da für 1969 entsprechende Daten fehlen, bleibt es unsicher, ob die beobachtete Verschiebung des Hauptlaichplatzes lediglich eine Ausnahme darstellt, bedingt durch zu geringen Salzgehalt in der

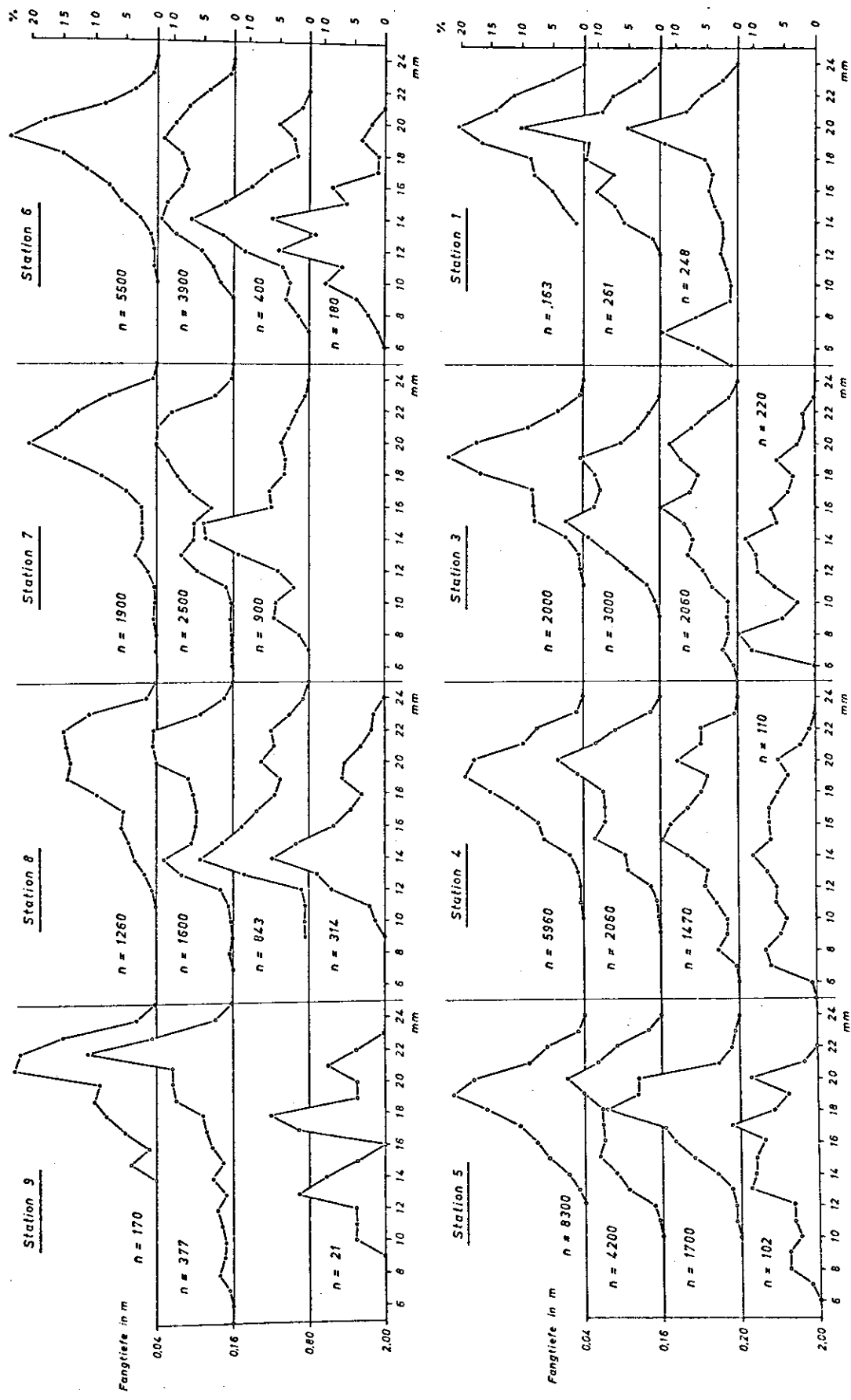


Abb. 18: Längenverteilung der Heringslarven am 28.5.1969 in der Schlei.
(n = Larvenzahl pro 16 m³)

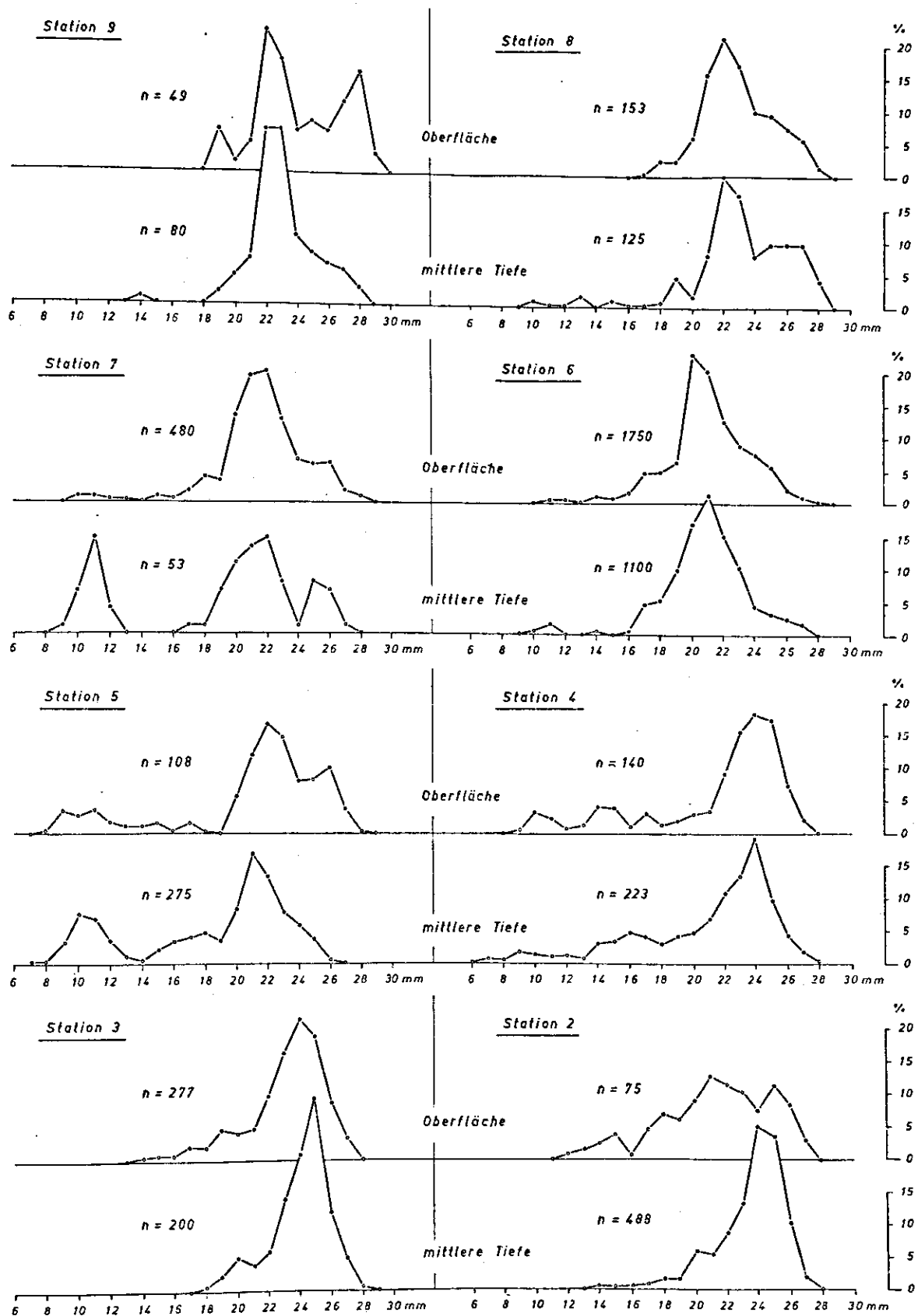


Abb. 19: Längenverteilung der Heringslarven am 11/12.6.1969 in der Schlei. (n = Larvenzahl pro 16 m³)

Großen und Kleinen Breite, oder ob dies einer allgemeinen Tendenz entspricht, deren Ursache z.B. in einer weiter fortgeschrittenen Eutrophierung liegen könnte. Diese Frage kann nur durch Beobachtung über mehrere Jahre geklärt werden.

3. Fahrt: Die dritte Untersuchungsfahrt in die Schlei am 11.6.

ergab ein verändertes Bild der horizontalen Larvenverbreitung (Abb. 16). Der Häufigkeitsgipfel bei Stat. 6 übertragt die benachbarten Stationen wesentlich stärker als 14 Tage vorher. Ein zweiter kleinerer Gipfel zeigt sich jetzt sehr deutlich bei Stat. 2 bis 3. Ein Zusammenhang dieser Verteilung mit der beschriebenen Lage der Laichplätze drängt sich zunächst auf, muß aber wegen der Längenverteilung verworfen werden. Während in der inneren Schlei (Stat. 9 bis 6) die Veränderung der mittleren Larvenlänge den Ergebnissen der vorigen Aufnahme entspricht, haben sich die Verhältnisse im äußeren Bereich umgekehrt (Abb. 17). Auf den ersten drei Stationen wurden am 11.6. (Abb. 19) kaum Larven unter 15 mm gefangen. Diese Länge kann der große Anteil kleiner Larven (am 28.5. Häufigkeitsgipfel 7-8 mm) bei einem mittleren Zuwachs von 5 mm (Kap. 3.3) noch nicht erreicht haben. Auf Stat. 5 liegt die mittlere Länge dagegen besonders niedrig, bedingt durch eine Population junger Larven mit einem Häufigkeitsgipfel bei etwa 10 mm, die 14 Tage vorher hier nicht gefunden wurde. Offenbar sind die unterhalb Stat. 3 geborenen Larven nach innen bis zur Stat. 5 verdriftet worden. Trotzdem ist gerade dort die Gesamtlarvenzahl stark abgesunken. Diese Ergebnisse können erst im Zusammenhang mit der Vertikalverteilung der Larven verständlich werden. Sie sollen daher am Ende des folgenden Kapitels kurz noch einmal diskutiert werden, zumal sie für das Problem genauerer Wachstumsbestimmungen nicht unbedeutend sind.

3.2.2 Vertikalverteilung der Larven

Über die vertikale Einstellung der Heringslarven in der Schlei liegen bisher keine genaueren Beobachtungen vor. NELLIEN (1963) versuchte bei seinen Untersuchungen in diesem Gewässer durch Oberflächenfänge mit einem 1 m-Ringtrawl die Larvenmengen und -größen möglichst repräsentativ zu erfassen. Bei den vor-

liegenden Untersuchungen wurden die Fanggeräte auf den Fahrten im Mai und Juni in verschiedenen Tiefenstufen eingesetzt. Die sich daraus ergebenden Bilder zur vertikalen Verteilung der Larven für beide Termine unterscheiden sich erheblich. Während der Aufnahmen zeigen sich auch regionale Unterschiede, so daß der Versuch unternommen werden kann, den Einfluß verschiedener Faktoren auf die Vertikalverteilung zu untersuchen.

Wie bereits anhand des Absatzvolumens dargestellt (HARTMANN & SCHNACK, 1969), zeigten die Larven am 28.5. allgemein eine oberflächenpositive Einstellung. Das Neustonnetz erfaßte eine wesentlich größere Menge Larven als der Nackthai bei gleicher Menge filtrierten Wassers, wenn man für beide Geräte 100 % Filtrationsleistung annimmt. Bei einem Versuch, die Vergleichbarkeit der Geräte zu testen, wurde der Hai annähernd im gleichen Tiefenhorizont eingesetzt wie das Neuston-Unternetz. Beide Geräte waren bezüglich des Evertebraten-Planktons gleich fähig, bezüglich der Heringslarven erbrachte aber das Neuston-Unternetz reichere Fänge. Diese Ergebnisse ließen zunächst eine bessere Fähigkeit des Neustonnetzes - allerdings nur für Heringslarven - vermuten. Schwer erklärbar wäre dann die im Gegensatz dazu stehende gleich gute Fähigkeit für das Wirbellosen-Plankton. Die geringe Zahl vergleichbarer Hols und das grobe Maß des Absatzvolumens erlaubte zunächst keine ausführlichere Diskussion. Durch Auszählen der Larven in den Proben bestätigten sich die z.T. sehr großen Unterschiede zwischen Neuston-Ober- und Unternetz. Zusätzlich liegen jetzt, nachdem die Baby-Hai-Fänge mit berücksichtigt werden können, auch Werte über die Larvenkonzentration jeweils 30 cm unter dem Nackthai vor. Diese genaueren Ergebnisse zeigen, daß auch geringe Differenzen in der Tiefeneinstellung der Fanggeräte berücksichtigt werden müssen. Das Neuston-Unternetz befischte den 8-25 cm-Horizont; beim Oberflächenhai wurde angestrebt, einen Fangbereich von 10-30 cm möglichst genau einzuhalten.

Die Unterschiede in den Fangergebnissen zwischen Neustonnetz und Hai bei den Heringslarven liegen wahrscheinlich in dem überraschend steilen Konzentrationsgradienten dicht unter der Oberfläche begründet. Abb. 20 zeigt, daß sich die Hauptlarvenzahl am 28.5. in den oberen 50 cm aufhielten. Auf Stat. 7 und 8

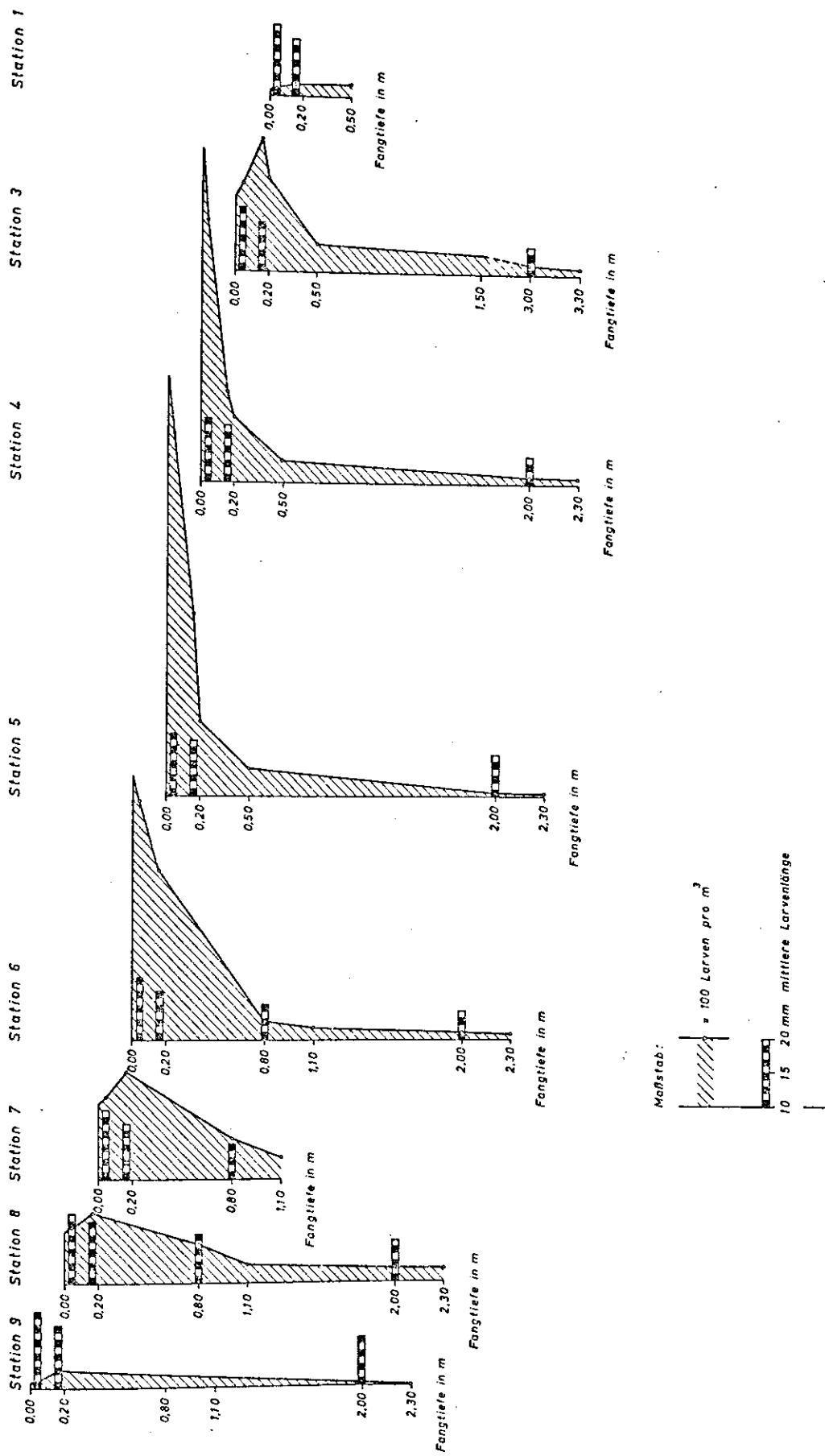


Abb. 20: Vertikalverteilung der Heringslarven am 28.5.1969 in der Schlei.

zieht sich der Bereich besonders hoher Konzentration etwas tiefer, bis auf etwa 1 m, hinab. Stat. 1 und 9 sollen wegen der geringen Zahl bei dieser Betrachtung unberücksichtigt bleiben.

Im Hinblick auf die bekannte Lichtabhängigkeit der Larven bei ihrer Nahrungsaufnahme (z.B. BLAXTER & HOLLIDAY, 1963) und das häufig beschriebene positiv phototaktische Verhalten (z.B. WOODHEAD & WOODHEAD, 1955; SPOONER, 1933; SCHACH, 1939) ist die beobachtete stark oberflächenpositive Einstellung zurückzuführen auf die geringe Tageshelligkeit bei bedecktem Himmel und regnerisch-trübem Wetter während der Untersuchungsfahrt. Außerdem bedingt der große Planktonreichtum (Kap. 3.4) und hohe Trübungsgrad des Wassers eine nur geringe Eindringtiefe des Lichtes.

Auffällig ist in Abb. 20 die besonders starke Konzentration direkt unter der Oberfläche auf den mittleren Stationen 4-6. Im Gegensatz zu den anderen Stationen liegt hier auch die Larvenzahl im Neuston-Obernetz wesentlich höher als im Unter-
netz. Das Verhältnis Obernetz zu Unter-
netz zeigt von Stat. 9 bis 4 einschließlich eine deutlich ansteigende Tendenz (Tab. 9). Im folgenden sollen mögliche Gründe für diese regionalen Unterschiede diskutiert werden.

Tabelle 9 : Vergleich Obernetz - Unter-
netz vom Neustonschlitten
(ob.) (unt.)

Station	9	8	7	7-6	6	6-5	4	3	1 b	1 a
Fangzeit	8.15	9.40	10.00	11.00	11.20	11.50	13.00	14.30	16.00	16.20
Larvenzahl ob.	170	1260	1910	1690	5500	10700	5960	2020	310	15
pro 16 m ³ unt.	377	1600	2460	1570	3900	6400	2060	3140	495	27
Verhältnis ob./unt.	0,27	0,79	0,78	1,08	1,41	1,67	2,89	0,64	0,63	0,56

Ein tageszeitlich unterschiedliches Verhalten, gesteuert durch Änderung der Lichtintensität ist sehr unwahrscheinlich, da alle Fänge zwischen 8⁰⁰ und 17⁰⁰ gewonnen wurden (Anhang I) und während dieser Zeit aufgrund des trüben Wetters kaum eine Helligkeitsänderung eintrat. Eine geringere Eindringtiefe des Lichtes wird im mittleren Abschnitt auch nicht vorgelegen haben, da die Planktondichte dort wesentlich geringer war als im inneren Abschnitt (Abb. 27, 30).

In Kap. 2.2.3 wurde bereits auf ein unterschiedliches Verhalten der Larven in Abhängigkeit von der Größe hingewiesen. Es erscheint daher notwendig, das Verteilungsmuster im Zusammenhang mit der Längenverteilung zu betrachten. Abb. 20 zeigt eine allgemeine Abnahme der mittleren Länge mit der Tiefe. Aus den Längenverteilungen in den verschiedenen Tiefenhorizonten (Abb. 18) lassen sich grob drei Größengruppen entnehmen, die sich in ihrer Tiefeneinstellung unterscheiden: "kleine" Larven ≤ 10 mm, "mittlere" um 15 mm, "große" um 20 mm. Die kleinen Larven zeichnen sich im allgemeinen nur in den tiefen Hols (2 [3] m) als wichtige Gruppe ab; nahe der Oberfläche machen sie nur noch einen geringen Anteil der Gesamtzahl aus. Die Larven mittlerer Größe sind sowohl im tieferen Bereich als auch noch im Neuston-Unternetz als bedeutende Gruppe vertreten; dagegen treten sie im Obernetz hinter den großen Larven zurück. Diese letzte Gruppe ist dafür fast ausschließlich auf die oberflächennahen Schichten von weniger als 80 cm Tiefe konzentriert. Für die mittlere und große Gruppe stellt sich diese Verschiebung sehr übersichtlich z.B. auf Stat. 8 dar. Ebenso klar liegen die Verhältnisse auf Stat. 7, wo außerdem die kleine Gruppe in 80 cm Tiefe in Erscheinung tritt. Leider liegt hier die Verteilung in 2 m Tiefe nicht vor. Für diese Tiefe zeigen z.B. Stat. 3 und 4 besonders deutlich eine weitere relative Zunahme der kleinen Gruppe. Hier stehen leider keine Fänge aus dem 80 cm-Horizont zur Verfügung.

Bei einer so eindeutigen Bevorzugung der oberen Zentimeter durch die großen Larven wäre zu erwarten, daß einem Anwachsen des Verhältnisses Obernetz zu Unternetz ein Anstieg der mittleren Länge parallel läuft. Das Gegenteil tritt im Bereich zwischen Stat. 9 und 6 ein: Während die mittleren

Längen im Neustonnetz abnehmen, steigt das Verhältnis zu Gunsten des Obernetzes an. Im anschließenden Bereich bis Stat. 3 läßt sich dann allerdings eine gleichlaufende Tendenz erkennen, wenn man die mittlere Länge aus Ober- und Unternetz betrachtet (vgl. Abb. 21).

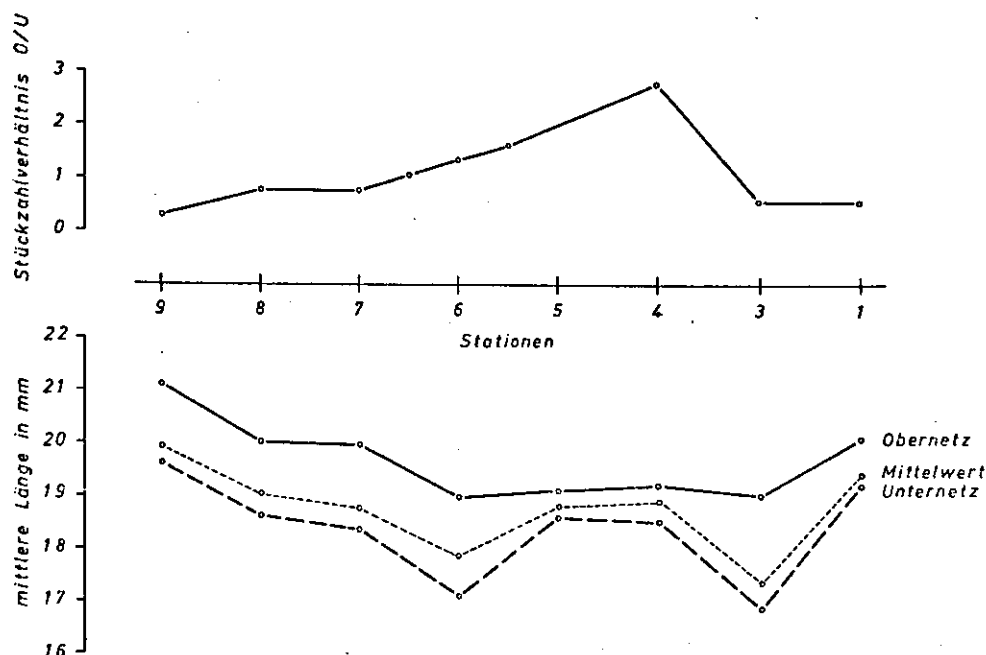


Abb. 21: Vergleich der Veränderungen in der Larvenlänge und im oberflächenpositiven Verhalten, ausgedrückt durch das Fangzahlenverhältnis Obernetz zu Unternetz (O/U)

Es wäre zwar möglich, daß die Intensität des oberflächenpositiven Verhaltens unter den gegebenen Umständen nicht allgemein mit der Larvengröße zunimmt, sondern bei einer bestimmten Größe seinen maximalen Wert erreicht. So könnte diese Tendenz bei Larven über 20 mm, die von Stat. 6 bis 9 einen zunehmend größeren Anteil der Gesamtzahl stellen, bereits wieder schwächer ausgeprägt sein als bei Larven eben unter 20 mm. Diese Erklärung wird dadurch unwahrscheinlich, daß Larven um 15 mm im Mittel wieder eindeutig tiefer stehen, also eine sehr geringe Größendifferenz schon zu deutlichen Verhaltensunterschieden führen müßte. Sehr viel überzeugender könnte eine Abhängigkeit der Larven von hydrographischen Bedingungen, zusätzlich zur Lichtabhängigkeit, die beobachteten regionalen Unterschiede erklären. Eine solche Abhängigkeit wird deutlich aus der Larvenverteilung am 11./12.6.

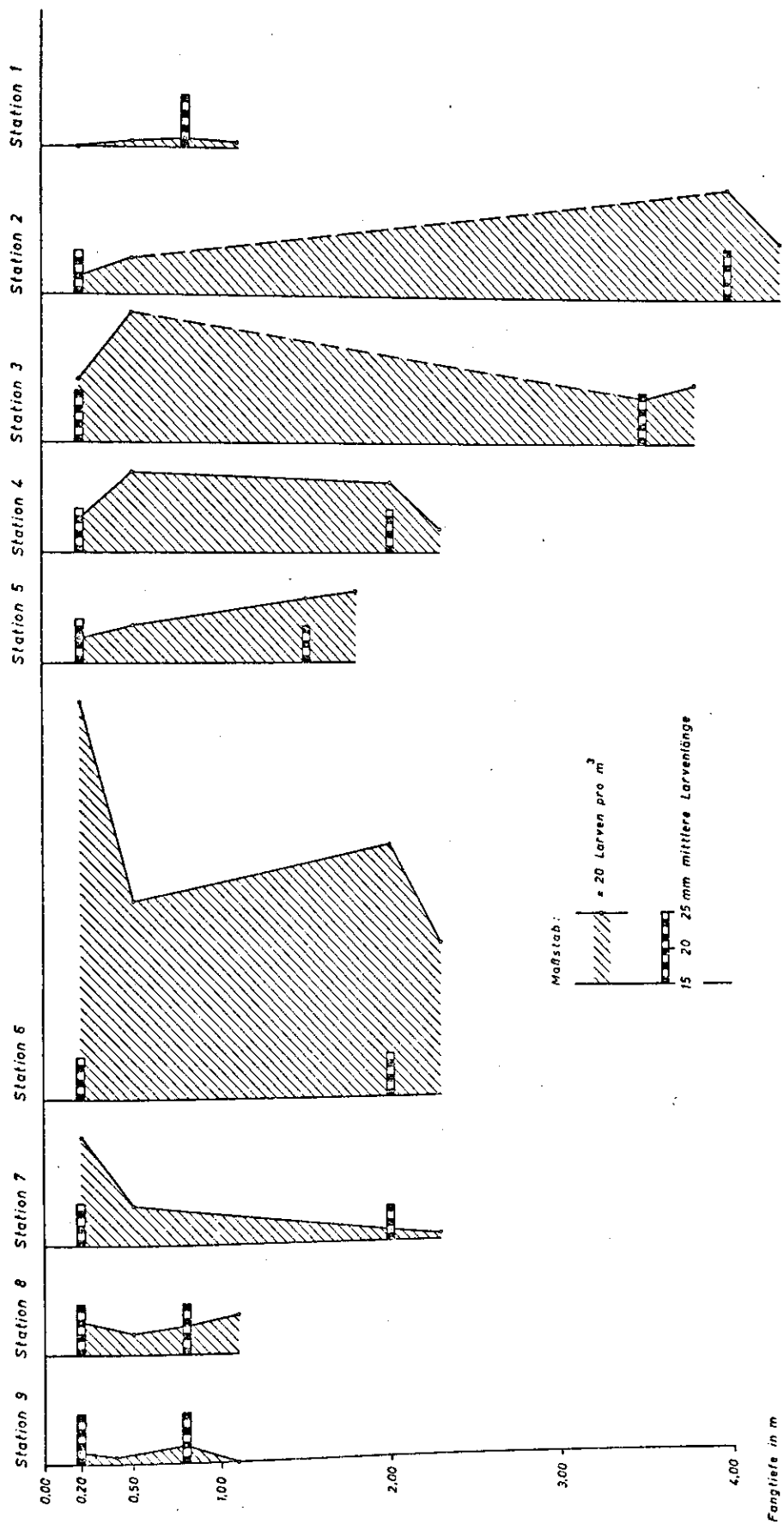


Abb. 22: Vertikalverteilung der Heringslarven am 11/12.6.1969 in der Schlei.

Im Gegensatz zur Maifahrt wurden die Proben im Juni, am 11.6. nachmittags und am Vormittag des folgenden Tages, bei Sonnenschein gesammelt. Bei der wesentlich höheren Lichtintensität lag eine sehr viel ausgeglichene Vertikalverteilung der Larven (Abb. 22) vor. Wenn auch der Neuston-Schlitten auf dieser Fahrt nicht eingesetzt werden konnte, so läßt sich doch aufgrund der Haifänge eine besondere Konzentration an der Oberfläche ausschließen. Lediglich auf Stat. 6 und evtl. auch Stat. 7 deutet die Häufigkeitszunahme von 50 auf 20 cm Tiefe auf eine noch höhere Konzentration direkt unter der Oberfläche. Auf Stat. 6 ist dies wegen der späten Fangzeit (19²⁰h) und somit schon abgeschwächten Lichtintensität zu erwarten.

Bei Stat. 2-5 deutet sich abwechselnd eine Bevorzugung der tieferen oder der oberen Schicht an. Betrachtet man die mittleren Längen (Abb. 22), so zeigt sich auch hier im Gegensatz zum 28.5. keine einheitliche Veränderung mit der Tiefe. Bei einem so unregelmäßigen Muster kann das Licht im untersuchten Tiefenbereich keinen entscheidenden Einfluß auf die Tiefenstellung gehabt haben.

SILHMAN (1943) stellte für Sardinops caerulea eine Beziehung zwischen der Temperatur und Tiefenverteilung der Eier und Larven fest. Hierbei ist aber ein Zusammenhang mit dem spezifischen Gewicht dieser recht unbeweglichen Organismen wahrscheinlicher als mit aktivem Verhalten.

Eine besonders charakteristische Temperaturverteilung am 11./12.6. in der Schlei (Abb. 23) läßt nun deutlich ein temperaturabhängiges Verhaltensmuster bei Heringslarven erkennen. Dabei ergibt sich keine allgemeine positive Korrelation zwischen Larvenhäufigkeit und Temperatur, sondern eine von der Larvengröße abhängige differenzierte Reaktion. In Abb. 24 wurden entsprechend dem Temperaturprofil (Abb. 23) die Isolinien für die häufigste Längengruppe jeder Station eingezeichnet. Zwar ergibt sich aufgrund der geringen Zahl der Meßpunkte nur ein unvollständiges Bild, aber die Isolinien von Temperatur und Larvenzahl verlaufen, vor allem im Bereich besonders charakteristischer Temperaturverteilung (Stat. 1-5), auffallend ähnlich. Offensichtlich bevorzugen die größeren Larven eine etwas niedrigere Temperatur als die kleineren (bezogen vor allem auf den Größenbereich zwischen 20 und 25 mm). Aus der Zuordnung der häufigsten Larvengruppen zu den

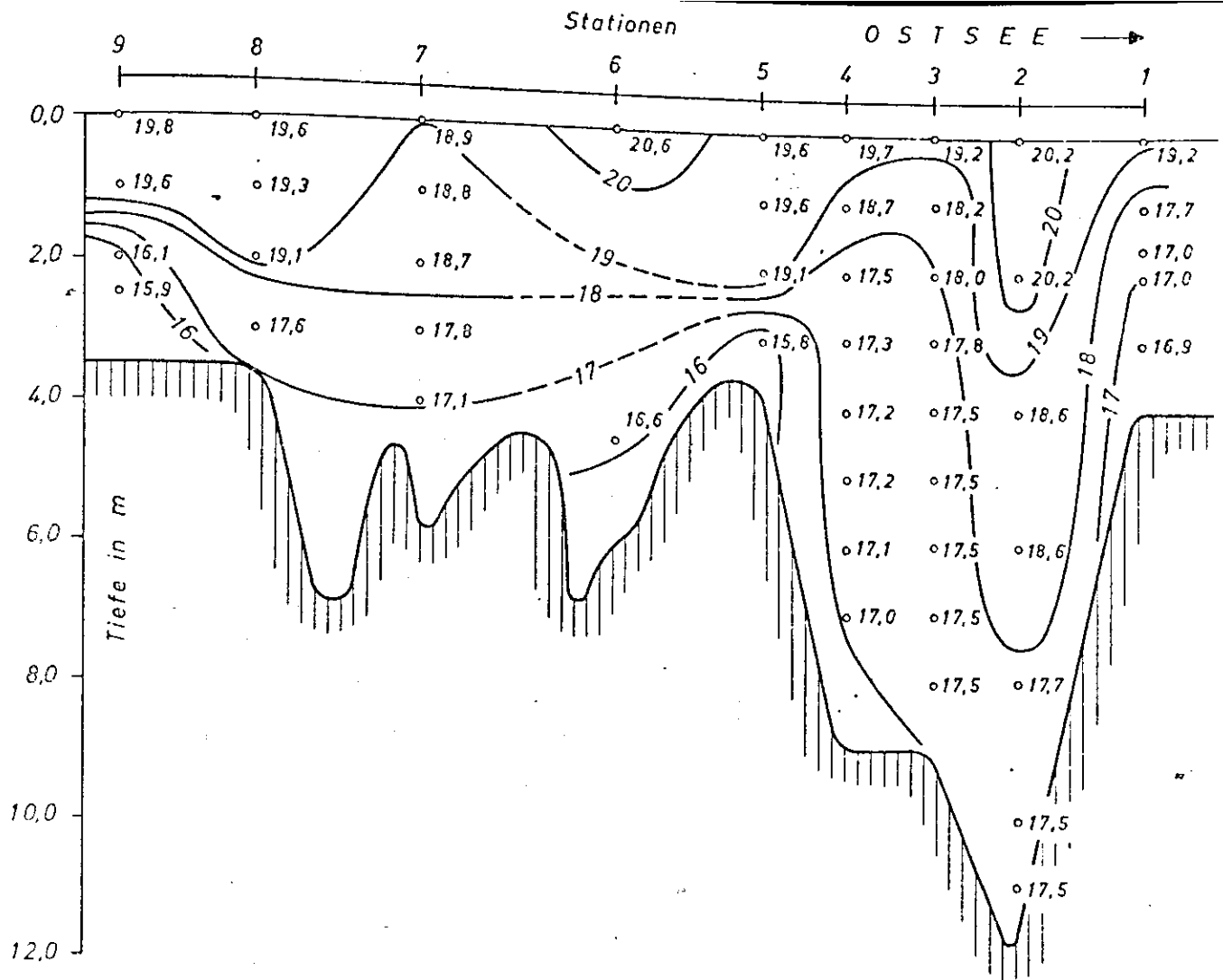


Abb. 23: Temperaturverteilung in der Schlei am 11/12.6.1969

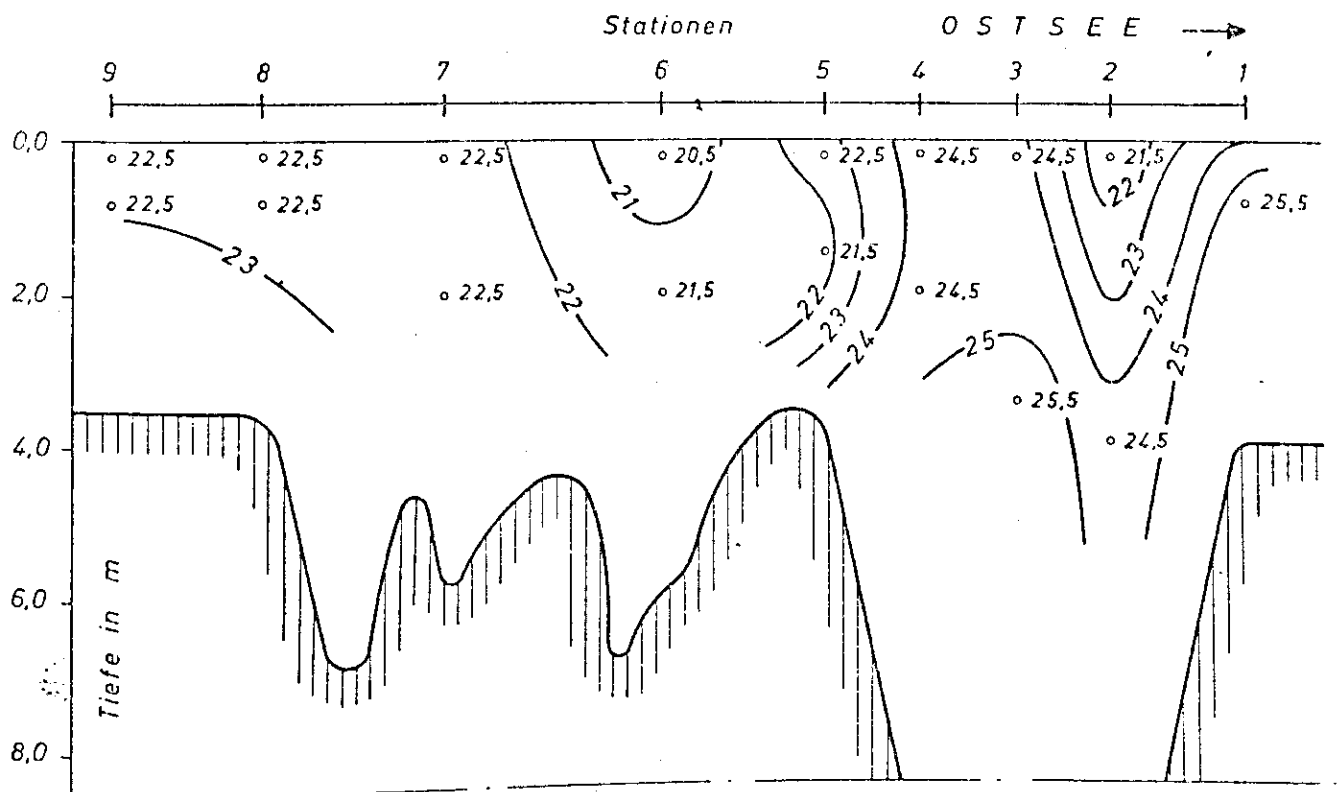


Abb. 24: Isolinien der häufigsten Längengruppen von Heringslarven in der Schlei am 11/12.6.1969.

entsprechenden Temperaturen, in denen sie sich aufhalten, läßt sich die in Abb. 25 dargestellte Regression mit negativer Steigung berechnen. Die Werte korrelieren sehr signifikant ($r = -0,8; \alpha < 0,01$).

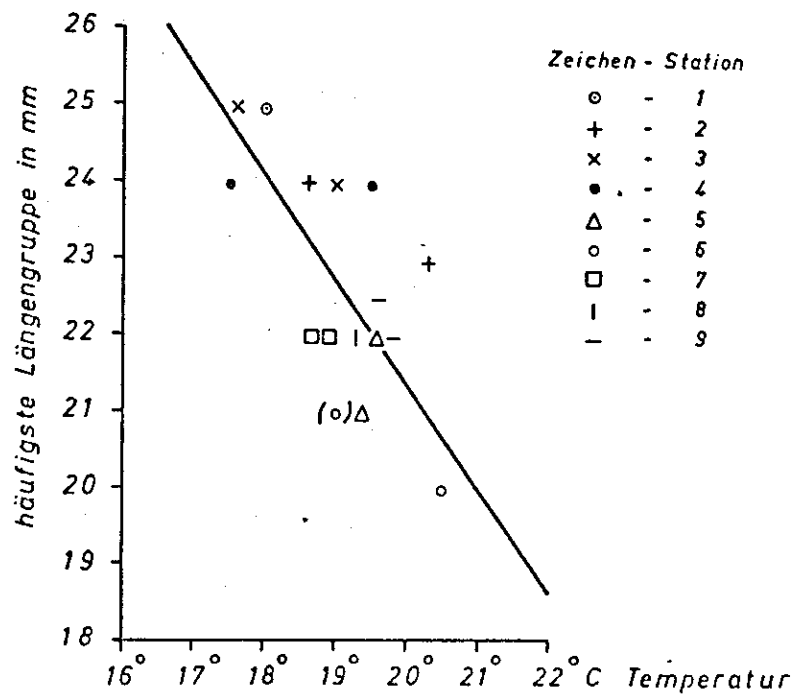


Abb. 25: Beziehung zwischen Temperatur und häufigster Längengruppe der Larven

Es ist anzunehmen, daß die regionalen Unterschiede im Verteilungsmuster am 28.5. auch durch Temperatureinfluß bestimmt waren. (Leider konnten auf der Fahrt keine Temperaturmessungen durchgeführt werden.) Die geringe Lichtintensität sorgte zu jenem Termin für ein generell sehr einheitliches Muster, während am 11./12.6. bei starker Sonneneinstrahlung größere - temperaturbedingte - Unterschiede auftraten. Dies entspricht der von WOODHEAD & WOODHEAD (1955) im Experiment beobachteten Reaktionsweise der Heringslarven: die Schwimmrichtung hat bei geringer Lichtintensität eine stärkere senkrechte Komponente, während mit ansteigender Intensität die horizontale Komponente zunimmt. Im letzten Fall wird sich die Wirkung des Lichtes auf die vertikale Einstellung der Larven

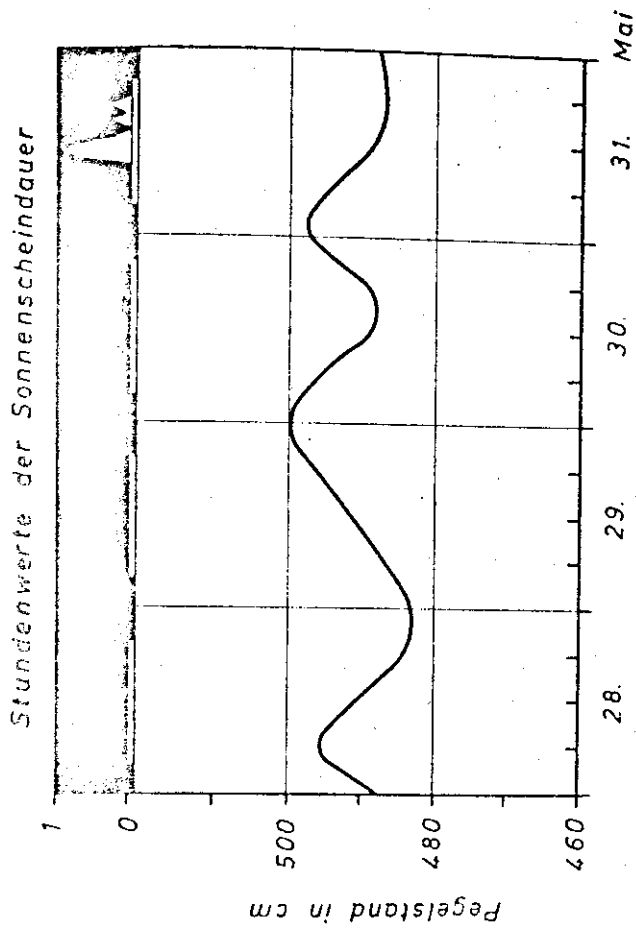
verringern und damit werden andere Faktoren deutlicher bestimmend, so daß am 11./12.6. der Einfluß der Temperatur, am 22.5. dagegen der des Lichtes überwog.

Der beschriebene Zusammenhang zwischen Larvengröße und Temperatur gilt nur bei Betrachtung der jeweils häufigsten Längengruppe auf einer Station, nicht aber für die mittlere Länge, denn diese ist auch von dem unregelmäßigen Auftreten sehr junger Larven (Kap. 3.2.1) abhängig. Die jungen Larven aber (≤ 10 mm) sind während beider Fahrten zu einem höheren Anteil in den tieferen Fängen vertreten. Da sich also die Unterschiede in der Vertikalverteilung zwischen beiden Untersuchungsterminen und innerhalb der Fahrten vor allem auf die größeren Larven um 20 mm und darüber beziehen, ist zu vermuten, daß auch die Intensität der Reaktion auf Licht und Temperaturverteilung von der Larvengröße abhängt. Diese Annahme würde den Beobachtungen von COLTON et al. (1961) entsprechen, der für größere Larven eine intensivere Tag- und Nacht-Vertikalwanderung beschreibt.

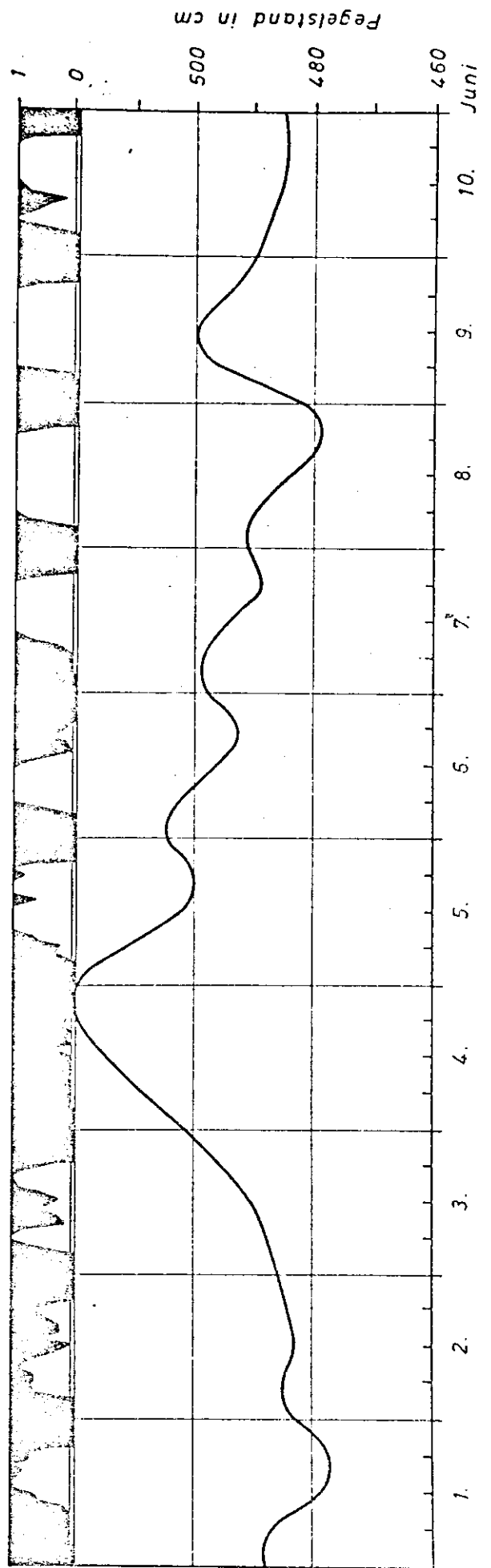
Unter Berücksichtigung dieses differenzierten Verhaltens kann die im vorigen Kapitel dargestellte Veränderung der horizontalen Verteilung innerhalb von 14 Tagen verständlich werden: Während die großen Larven von Stat. 5 mit einer vorwiegend seewärts gerichteten Strömung schleiab getrieben wurden, können die tiefer stehenden jungen Larven gleichzeitig von Maasholm durch einen über den Boden einlaufenden Ostseewassereinstrom (KÄNDLER, 1953) schleiaufwärts verdriftet worden sein, so daß sie am 11.6. auf Stat. 5 wiederzufinden waren.

Der Einstrom von Ostseewasser in die Schlei ist abhängig von der Änderung des Wasserstandes in der Ostsee vor Schleimünde, die anhand von Pegelaufzeichnungen zu verfolgen ist. Abb. 26 zeigt die Schwankungen des Pegelstandes (geglättet über die Gezeitenperiode) für die Zeit vom 28. Mai bis zum 10. Juni. Gleichzeitig wird die Sonnenscheindauer für die einzelnen Tage angegeben, aus denen auf die vertikale Verteilung der Larven zu schließen ist. Zum 4.6. hin ist ein besonders starker Anstieg des Wasserstandes zu erkennen, der einen entsprechend weit in die Schlei eindringenden Ostseewassereinstrom

Abb. 26: Pegelstandsschwankungen
vor Schleimünde (Ostsee)
und tägliche Sonnenscheindauer in
Stundenwerten vom 28.5. bis 10.6.
1969.



Stundenwerte der Sonnenscheindauer



anzeigt. Das geringe Lichtangebot an diesem Tag weist auf eine intensive Konzentration der großen Larven an der Oberfläche hin. Das eindringende salzreichere Ostseewasser wird demnach vor allem die tiefer stehenden kleinen Larven schleiauf verdriften, während bei Ausstromlagen (z.B. nach dem 4.6.) aufgrund der hohen Bodenschwelle, die die Schlei gegen die Ostsee abschirmt (NELLEN, 1967), vor allem die im Oberflächenwasser befindlichen größeren Larven schleiab transportiert werden. Die Annahme einer unterschiedlichen Verdriftung der großen und kleinen Larven läßt sich also auch anhand dieser Daten unterstützen.

3.3 Wachstum

Das unterschiedliche Verhalten und die daraus folgende unterschiedliche Verdriftung in Abhängigkeit von der Larvengröße führt zu sehr rascher Vermischung verschieden alter Larvenpopulationen innerhalb des gesamten Schleigebietes. Es wird daher nur unter besonders günstigen Umständen möglich sein, das Wachstum einer bestimmten Brutgruppe auch nur über einen kurzen Zeitraum zu verfolgen. Trotz des geringen Zeitabstandes zwischen der Mai- und Juni-Untersuchung, kann daher nur das mittlere Wachstum, gemittelt über alle Längen und das ganze Gebiet, abgeschätzt werden. Daneben bietet sich aber auch die Möglichkeit, das maximale Wachstum der in diesem Jahr zuerst geborenen Larven nach einem Zeitraum von einem Monat und nach weiteren 14 Tagen zu bestimmen. Diese Methode benutzte auch NELLEN: Er schätzte das Alter von 29-30 mm-Larven auf 57 Tage, vom Tag der Befruchtung an gerechnet. Da hierbei eine Inkubationszeit von 20 Tagen berücksichtigt wurde, müßten diese Larven nach dem Schlüpfen mit etwa 7 mm ungefähr 0,6 mm pro Tag gewachsen sein.

BRANDHORST gibt Wachstumskurven für verschiedene Brutgruppen im Nord-Ostsee-Kanal an. Für eine Gruppe mit 25-26 mm als häufigster Länge läßt sich nach seinen Angaben ein Alter (seit dem Laichen) von ca. 70 Tagen annehmen. Die aufgeführten Temperaturmessungen lassen auf eine Temperatur von 7-8 Grad Celsius zur Laichzeit schließen, was auf eine Inkubationszeit von 15-20 Tagen weist (MEYER, 1878; KOTTHAUS, 1939; BLAXTER & HEMPEL, 1963). Als Schlüpfänge gibt BRANDHORST 5-6 mm an. Daraus läßt sich ein durchschnittliches Wachstum von 0,35-0,40 mm pro Tag ableiten. Beim Vergleich der Werte von NELLEN und BRANDHORST ist zu beachten, daß es sich im ersten Fall um eine Maximalabschätzung, im zweiten Fall um einen Durchschnittswert handelt. Nach den eigenen Untersuchungen (Kap. 3.2.1) lag der Schlüpftermin der ersten Larven für das Jahr 1969 Ende April. Die Schlüpfänge mag bei etwa 6-7 mm liegen. Einen Monat später, am 28.5., hatten die größten Larven eine Länge von 23-24 mm. Daraus berechnet sich ein durchschnittliches maximales Wachstum von etwa 0,55 mm pro Tag. Zwei Wochen später liegt das Längenmaximum bei 28-29 mm. Damit fällt das durchschnittliche

maximale Wachstum auf knapp 0,5 mm pro Tag. Es ergibt sich also ein etwas niedrigerer Schätzwert als bei NELLEN.

Die Differenz der maximalen Längen von 5 mm in 14 Tagen, oder 0,36 mm pro Tag, dürfte auch etwa dem mittleren Wachstum dieser Larvengröße entsprechen, da in der kurzen Zeit kein besonders starkes Auseinanderwachsen zu erwarten ist. Es zeigt sich eine Übereinstimmung mit dem oben angeführten Wert aus BRANDHORSTs Angaben.

Wie die Längenverteilungen (Abb. 18 u. 19) zeigen, sind in der Zeit vom 28.5. bis 11./12.6. keine Larven neu geschlüpft. Ein aktives Abwandern der Larven in die Ostsee ist erst zum Winter zu erwarten (NELLEN, 1963), und auch eine Verdriftung aus der Schlei wird nur unbedeutend sein (vgl. Kap. 3.2.1). Daher läßt sich aus einem Vergleich der mittleren Larvenlängen beider Fahrten, gemittelt über die gesamte Schlei, der durchschnittliche Zuwachs in dieser Zeit bestimmen.

Allerdings konnten, wie in Kap. 3.1.1 beschrieben, nur bestimmte Tiefenhorizonte abgefischt werden, so daß Werte über die mittlere Larvenzahl und deren mittlerer Länge nicht unmittelbar zur Verfügung stehen. Um diese zu erhalten, wurde zwischen den Ergebnissen der einzelnen Horizonte geradlinig interpoliert. Aus folgenden Gründen ist anzunehmen, daß die damit eingebrachte Ungenauigkeit nicht erheblich ist: Die besonders hohe Larvenkonzentration und Veränderung der mittleren Länge im Oberflächenbereich am 28.5. wurde durch 3 bis 4 eng untereinander liegende Fanghorizonte erfaßt, während darunter, bei einem größeren Abstand der Fangtiefe, nur noch eine geringe Differenz in der Larvenzahl vorlag. Die Aufnahme im Juni ergab eine recht ausgeglichene Vertikalverteilung (Kap. 3.2.2) und eine geringe Differenz in den mittleren Larvenlängen zwischen den Horizonten. Eine weitere Unsicherheitsquelle liegt in der unteren Verbreitungsgrenze. Sie wurde den vorhandenen Werten entsprechend abgeschätzt. Im allgemeinen wurde eine Tiefe von 3 m als untere Grenze angenommen, lediglich in dem wesentlich klareren Wasser der Stationen 2 und 3 erschien es notwendig, eine größere Tiefe anzunehmen. Auf der Maifahrt wurde 4 m für Station 3 gewählt, auf der Junifahrt liegt die Grenze etwa bei 4,60 m. Wegen der geringen Larvenzahl in der Tiefe wird ein

Fehler beim Abschätzen der Grenze nicht sehr ins Gewicht fallen. Ebenfalls wegen geringer Zahl kann Station 1, an der nur Oberflächenholz zur Verfügung stehen, keinen bedeutenden Fehler in die Abschätzung einbringen.

Häufigkeits- und Längenangaben für die einzelnen Horizonte sind Anhang I zu entnehmen.

In Tab. 8 sind die für die einzelnen Stationen berechneten mittleren Längen und Larvenzahlen zusammengestellt. Da die Stationen keinen gleichmäßigen Abstand voneinander haben, wurden bei der Bestimmung der Gesamtmittel die Einzelwerte entsprechend der relativen Stationsabstände gewogen.

Für den ersten Vergleichstermin ergibt sich als Gesamtmittel eine Länge von 17,06 mm, am 2. Termin liegt der Wert auf 22,00 mm. Daraus berechnet sich ein durchschnittlicher Zuwachs von 4,94 mm in 14 Tagen, d.h. 0,35 mm pro Tag.

Dieser Wert stimmt erstaunlich gut mit dem aus der Verschiebung der Maximallänge gewonnenen Wert überein. Hierin mag sich die im Mittel relativ einheitliche Längenzusammensetzung, mit einem deutlich zum Maximalwert verschobenen Häufigkeitsgipfel widerspiegeln. Die Wachstumsgeschwindigkeit von etwa 0,35 mm pro Tag bezieht sich also im wesentlichen auf Larven im Größenbereich um 20 mm Länge.

3.4 Planktonangebot

Die Schlei als eines der größten und interessantesten Brackwassergebiete der Ostküste Schleswig-Holsteins war zwar vielfach Gegenstand biologischer Untersuchungen (KUPFFER, 1878; MEYER, 1878; NEUBAUR und JÄCKEL, 1935-37 unter Mitwirkung von HOFFMANN, REMANE, THIENEMANN; KREY, 1956; BUCHHOLZ, 1952; NELLEN, 1963); speziell das Zooplankton wurde aber nur in wenigen Arbeiten genauer berücksichtigt. Die bisher ausführlichste qualitative Analyse des Zooplanktons gibt BUCHHOLZ in seiner Dissertation (1952). Eine neue planktologische und mikrobiologische Untersuchung, bei gleichzeitiger Betrachtung der Hydrographie wurde von RHEINHEIMER (1970) unter Mitarbeit von LENZ und NELLEN herausgegeben.

Ziel der eigenen Untersuchungen mit Hilfe der Gerätekombination Nackthai und Baby-Hai (s. Kap. 3.1.1), war die gleichzeitige Erfassung von Heringslarven und deren Nahrungsplankton. Aufgrund der horizontalen Fänge in zwei Tiefenhorizonten ist eine quantitative Abschätzung der gesamten Planktonbiomasse in der Schlei natürlich nicht möglich. Die Fänge können aber dazu dienen, die augenblickliche Planktonumgebung der gefangenen Larven qualitativ und quantitativ zu erfassen und im Zusammenhang mit regionalen, vertikalen und zeitlichen Veränderungen mit dem Darminhalt der Larven zu vergleichen.

Eine erste grobe Vorstellung über die quantitative Veränderung des Planktons - sowohl regional als auch vertikal - konnte bereits aus den Ergebnissen des Absatzvolumens gewonnen werden (HARTMANN & SCHNACK 1969). Das Volumen des Wirbellosenplanktons (ohne Coelenteraten) aus den Hai- und Neustonfängen der Maifahrt erreichte sein Maximum im innersten Bereich der Schlei (Kleine und Große Breite) und nimmt sehr rasch nach außen hin ab. In Abb. 27 wird außerdem deutlich, daß sich die Planktonkonzentrationen - im Gegensatz zur Heringslarvenverbreitung - in den befischten Tiefenhorizonten praktisch nicht unterscheiden. Zwar umfassen die Fänge mit 300 μ -Netzen nicht das gesamte Größenspektrum der Nahrungsorganismen für Heringslarven, aber ohne Zweifel liegt beim Nahrungsplankton keine so starke vertikale Veränderung wie bei den Heringslarven vor.

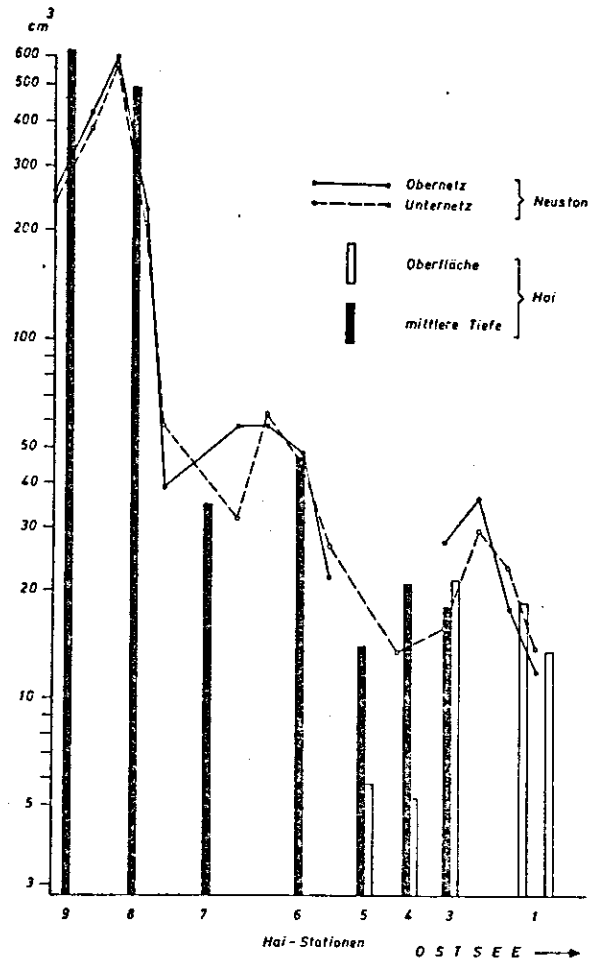


Abb. 27: Absetzvolumen des Wirbellosen-Planktons aus etwa 38 m³ Wasser.

Der Tiefenunterschied von etwa 30 cm zwischen Hai und Baby-Hai kann daher bei der Beurteilung der Planktonumgebung für die im Hai gefangenen Larven vernachlässigt werden. Erste Versuchsfänge mit einem 55 µ Neuston-Zusatznetz konnten noch nicht in vergleichbarer Weise verwertet werden.

3.4.1 Planktonzusammensetzung (Individuenzahl)

Für die erste Fahrt, Ende April, wurde das Plankton von vier Stationen im Bereich des Larvenvorkommens analysiert. Eine vollständige Untersuchung für alle befischten Stationen liegt für den Maitermin vor, während von der Junifahrt wiederum vier Stationen ausgewählt wurden (jede zweite Station). Bei der folgenden Darstellung der Planktonzusammensetzung wurde nicht der Versuch unternommen, ein faunistisch vollständiges Bild zu

erreichen; dies ist der Dissertation von BUCHHOLZ (1952) zu entnehmen, ebenso die biocoenologischen Grundlagen der beschriebenen Verbreitungsmuster verschiedener Organismen.

Allgemein bestätigen die genaueren Untersuchungen die Ergebnisse in bezug auf regionale und vertikale Veränderungen aus dem Absatzvolumen der Maifänge; im einzelnen zeigen sich aber für die Ernährung der Larven nicht unbedeutende Unterschiede zwischen den drei Terminen:

Für den 29. und 30. April wurden die Baby-Hai-Fänge der Stationen 7, 6, 4 und 3 untersucht. Zu dieser Zeit setzte sich das Zooplankton aus fünf Organismengruppen zusammen:

1) Copepoden, 2) Cladoceren, 3) Cirripedier-Larven, 4) Polychaeten-Larven, 5) Rotatorien. Die Cirripedier-Nauplien und Polychaeten-Larven wurden nicht näher bestimmt; Rotatorien gehörten im wesentlichen zur Gattung *Brachionus* und von den Cladoceren war die Gattung *Podon* vertreten. Unter den calanoiden Copepoden ist an erster Stelle die typische Brackwasserart *Eurytemora affinis* zu nennen, die den weitaus größten Teil des gesamten Zooplanktons ausmachte. (Zum Problem der Artspaltung im *Eurytemora affinis* und *Eurytemora hirundoides* siehe BUCHHOLZ, 1952.) Außerdem seien die aus der Ostsee in geringer Zahl eindringenden Arten *Pseudocalanus elongatus*, *Acartia longiremis* und *Temora longicornis* erwähnt. Bei den ebenfalls seltenen cyclopoiden Copepoden handelte es sich vor allem um die Art *Oithona similis*. Vereinzelt traten auch Harpacticiden auf.

Nauplien und Copepodit-Stadien wurden nicht nach Arten getrennt ausgezählt, sie gehören fast ausschließlich zu *Eurytemora affinis*. Die Häufigkeit der Arten bzw. Organismengruppen ist der Tab. 10 zu entnehmen: Nauplien bilden mit Abstand die häufigste Gruppe; sie machen im Durchschnitt über 90 % der Gesamtzahl aus. Ihnen folgen die Copepodite, die zusammen mit den Nauplien über 95 % ausmachen. Die Rangfolge bei den adulten Copepoden ändert sich regional, also mit dem Salzgehalt. Während auf Station 6 und besonders 7 *Eurytemora* in erwähnenswerter Anzahl vorkommt, ist dieser Copepode auf Stat. 3 und 4 nur gering vertreten. Für *Pseudocalanus* und *Acartia* liegen die Verhältnisse umgekehrt, jedoch erreichen

Tabelle 10 : Planktonverteilung in der Schlei am 29.4.1969 - Organismenzahl pro 1 m³

(zusätzlich mittlere Trockengewichte pro Individuum als Berechnungsgrundlage für Biomassenwerte in Tab. 16 angegeben.)

Station	7	6	4	3	mg/Indiv.
calanoide Copepoden					
Pseudocalanus ♀			+	1.000	6,8
♂			+	1.400	6,5
Acartia		+	350	6.000	4,2
Eurytemora ♀	32.000	2.600	160	160	2,2
♂	40.000	8.000	90	320	1,9
Temora		+		+	
calanoide Copepodite	376.000	38.400	9.200	15.600	0,56
sonstige Copepoden					
Oithona			+	+	
Copepodennauplien	1 440.000	1 100.000	404.000	472.000	0,16
Cirripodiernauplien				+	
Cladoceren					
Poda		+	+	+	
Polychätenlarven	+	+		1.560	1,3
Rotatorien	+	+			
S u m m e	1 898.000	1 150.000	413.000	498.000	

diese Arten im Maximum auch zusammen keine so hohe Konzentration wie Eurytemora. Die übrigen Organismen stellen nur einen sehr geringen Anteil an der Gesamtzahl. Die Fänge vom 28. Mai enthielten eine etwas größere Zahl von Organismengruppen als im April (Tab. 11). Dies ist nur zu einem geringen Teil dadurch bedingt, daß auch die weiter zur Ostsee gelegene Station 1 untersucht wurde. Im unteren und mittleren Abschnitt der Schlei (bis Stat. 4) treten z.B. jetzt auch Gastropoden- und Bivalvlarven auf. Die Cladoceren werden zu einem sehr geringen Anteil zusätzlich durch die Gattung Evadne vertreten und Harpacticiden sowie cyclopoid Copepoden treten jetzt auffälliger hervor, bleiben allerdings weiterhin meist unter 1 % der Gesamtstückzahl. Nur auf der äußersten Station 1 kommen in geringer Zahl auch der Copepode Centropages hamatus und einige Tintinnen vor. Im innersten Teil spielen jetzt auch die Rotatorien zahlenmäßig eine größere Rolle. Sie sind weiterhin hauptsächlich durch die Gattung Brachionus und in geringerem Maße z.B. durch Eilisa, Keratella u.a. vertreten.

Tabelle 11 : Planktonverteilung in der Schlei am 28.5.1969 - Organismenzahl pro 1 m³

(Erklärung zu Gewichtsangaben siehe Tab. 10)

Station	9	8	7	6	5	5	4	4	3	3	1	
Fangtiefe (m) ca.	2,30	2,30	1,10	2,30	2,30	0,50	2,30	0,50	3,30	0,50	0,50	mg/Indiv
calanoide Copepoden												
Centropages											75	
Pseudo- ♀ calanus ♂					20		300		100		290	6,8
							100		15		260	6,5
Acartia					20	+	400		450		620	4,2
Eurytemora ♀	75.600	88.000	7.400	31.200	1.600	1.200	22.300	1.300	5.900	310	5.500	2,2
♂	102.000	92.000	23.900	61.000	6.000	2.400	17.900	1.200	9.300	560	7.300	1,9
Copepodite:												
Eurytemora	217.000	140.000	26.600	68.400	8.700	3.600	40.700	4.000	13.900	1.100	25.500	1,3
übrige calan.							3.000	920	980	500	7.400	1,8
sonstige Copepoden												
Oithona							790	470	270	310	3.100	0,94
Harpacticiden		8.100	1.900	740	290	310	200	330	300	350	600	1,4
Copepodennauplien	872.000	515.000	917.000	205.000	192.000	273.000	142.000	227.000	88.900	235.000	99.000	0,1
Cirripediernauplien				740	380	160	200	40	+	100	75	0,1
Cladoceren												
Podon			1.600		650	1.400	690	670	650	7.100	1.000	5,4
Evadne						+				+	+	
Polychätenlarven				1.500	290	310	30.800	18.700	14.900	6.800	5.100	0,1
Molluskenlarven												
Gastropoden							4.400	2.200	5.000	2.100	4.900	
Bivalvier								2.900	5.000	1.100	13.400	
Rotatorien												
Brachionus	46.000	7.400	2.700				+				+	
übrige	170	1.100	+									
Tintinnen											++	
Ceratien											510	
Diatomeen								+		+	+	
S u m m e	1 312.770	851.600	981.100	368.500	209.950	282.380	263.780	259.730	145.665	255.330	174.630	

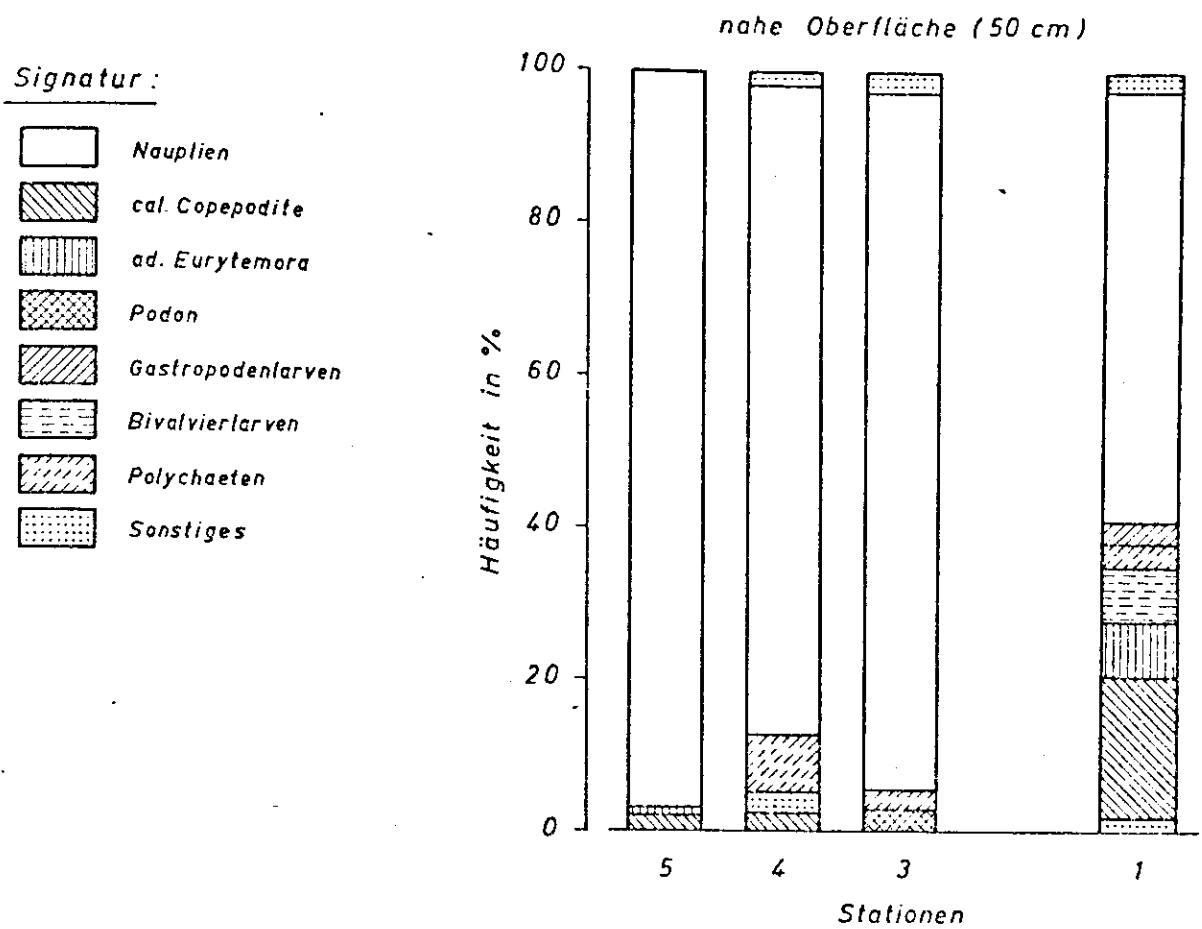


Abb. 28: Planktonzusammensetzung (relative Häufigkeiten) in der Schlei am 28.5.1969.

Abb. 28 zeigt, daß auch Ende Mai Nauplien den größten Anteil an der Gesamtzahl ausmachten (50-90 %). Nahe der Oberfläche lag der Prozentsatz Nauplien deutlich höher als in den Fängen mittlerer Tiefe, wo - auch im Vergleich zum Apriltermin - die Copepodite und adulten Eurytemora stärker in Erscheinung treten. Polychaeten-, Gastropoden- und Bivalvier-Larven kamen in großer Zahl im unteren bis mittleren Schleibereich (Stat. 1-4) vor. Sie bevorzugten anscheinend ebenfalls den tieferen Horizont, wie aus den Zahlen für Stat. 3 und 4 hervorgeht. Alle übrigen Zooplankter stellten einen zahlenmäßig nur sehr geringen Anteil.

Beim Phytoplankton lag eine Massenentwicklung von Cyanophyceen vor. Vor allen die Gattung Microcystis sorgte für eine Wasserblüte in der oberen Schleihälfte. Eine quantitative Erfassung des Phytoplanktons wurde nicht vorgenommen, lediglich die selten auftretenden beschalteten Zellen (Diatomeen und Peridinceen) konnten bei der Auszählung mit berücksichtigt werden. Erwähnenswert bleibt das Auftreten von Coniferen-Pollen im Plankton der Schleie.

Die Untersuchungsfahrt am 11. und 12. Juni erbrachte einen überraschend starken Unterschied zu den Ergebnissen 14 Tage vorher. Im Hai- und Neustonnetz wurde außer Heringslarven fast kein Plankton gefangen. Ein Vergleich der Tab. 11 und 12 zeigt aber, daß im 55 μ -Netz des Baby-Hais die Gesamtorganismenzahl pro m³ filtrierte Wassers in der oberen Schleihälfte etwa gleich geblieben ist. Es überwiegen jetzt besonders kleine Organismen, während Copepodite und adulte Copepoden, die auch vom 300 μ -Netz zurückgehalten werden, zahlenmäßig sehr stark zurückgegangen sind. Adulte Eurytemora kommen in nennenswerter Zahl nur noch auf Stat. 8 vor; Centropages, Pseudocalanus, Acartia und Podon treten in keinem der untersuchten Fänge mehr auf bzw. nur noch in völlig unbedeutender Anzahl. Eine Population der zweiten (neben Eurytemora affinis) für die Schleie typischen echten Brackwasserart Acartia tonsa, die nach BUCHHOLZ in der wärmeren Jahreszeit Eurytemora affinis verdrängt, hatte sich zu diesem Zeitpunkt noch nicht entwickelt. Die Nauplienkonzentration im mittleren bis inneren Bereich (Stat. 6 und 8), in dem vorher eine besonders große Zahl adulter Eurytemora

Tabelle 12 : Planktonverteilung in der Schlei am 11/12.6.1969 - Organismenzahl pro 1 m³

(Erklärung zu Gewichtsangaben siehe Tab. 10)

Station	8	8	6	6	4	4	2	2	Aug./Indiv.
Fangtiefe (m) ca.	0,50	1,10	0,50	2,30	0,50	2,30	0,50	4,30	
calanoide Copepoden									
Acartia				+		+			
Eurytemora ♀	980	4.100	50	480					2,0
♂	1.200	4.900	100	1.250					1,7
calanoide Copepodite									
Eurytemora	+	4.600	4.600	39.000	750	2.500	60	100	0,28
sonstige				+		+		+	
sonstige Copepoden									
Harpacticiden	1.900	4.600	180	480	+	+	190	30	0,8
Copepodennauplien	463.000	825.000	201.000	390.000	20.000	20.000	3.300	3.500	0,12
Cirripiediernauplien			+	+	+	400	170	140	0,12
Cladoceren									
Podon	+	+		+					
Polychätenlarven		+	4.400	9.500	14.500	13.500	3.900	2.100	0,13
Rotatorien									
Filina	53.000	247.000	4.400	1.500					0,2
Brachionus	19.800	17.600	+	+					(0,2)
Molluskenlarven									
Gastropoden			52.800	7.800	5.800	6.000	2.000	1.550	
Bivalvier	+	+	+	3.100	7.300	10.300	48.800	57.500	
Tintinnen					+	350	4.500	2.700	
Cerarien		+					580	480	
Diatomeen			+	+	2.200	+	1.400	750	
Pollen	+	+	+	+	+	+	400	1160	
S u m m e	539.800	1107.800	267.530	452.810	50.550	53.050	65.300	69.010	

lebte, liegt jetzt höher als während der Mai-Untersuchung, nimmt aber nach außen sehr viel stärker ab. Dafür treten Mollusken- und Polychaetenlarven hier besonders in den Vordergrund: Muschellarven nehmen auf Stat. 2 zahlenmäßig die erste Stelle ein, Polychaetenlarven erreichen bei Stat. 4 ihre höchste Zahl, die für Schneckenlarven erst weiter innen, auf Stat. 6, ermittelt wurde. Weiterhin auf den innersten Bereich (Stat. 8) beschränkt bleiben die Rotatorien. Sie stellen dort jetzt aber im Vergleich zum Mai eine sehr viel bedeutendere

Menge dar, an der die Gattung Filina den überwiegenden Anteil ausmacht.

Ein Vergleich der Oberflächenholz mit denen aus mittlerer Tiefe zeigt, daß die Crustaceen und ihre Jugendstadien im unteren der beiden befischten Horizonte häufiger sind. Dies gilt auch für die Muschel- und Polychaetenlarven auf den Stationen mit hoher Anzahl, bei den Schneckenlarven ist das Umgekehrte der Fall. Am 28. Mai waren Copepodit-Stadien und adulte Copepoden ebenfalls im unteren Horizont häufiger, die Nauplien dagegen im oberen. Der starke Rückgang aller drei Gruppen besonders in Oberflächennähe könnte Ausdruck einer starken Zehrung durch Heringslarven sein; andererseits ist bei der großen Copepodenzahl Ende Mai auch eine Zehrung ihres Nahrungsangebotes möglich, so daß es eventuell aus diesem Grunde zu einem Zusammenbruch der Population kam. Nach MARSCHALL & ORR (1955) ist die Vermehrung der Copepoden vom Nahrungsangebot abhängig.

Während Ende April, also zu einer Zeit, in der die ersten Heringslarven mit der aktiven Nahrungsaufnahme beginnen, das beschriebene Vorherrschen kleiner Organismen eine günstige Ernährungssituation für die Larven darstellt, müssen sich diese Verhältnisse im Juni ungünstig auf die Larvenentwicklung auswirken. Im Zusammenhang mit den Darmuntersuchungen wird hierauf noch einzugehen sein.

Ein weiterer Unterschied zwischen den Untersuchungsterminen liegt in der mehr oder weniger deutlichen Veränderung der zahlenmäßigen Bedeutung verschiedener Organismengruppen. Sowohl für die April- als auch für die Maifahrt läßt sich eine einheitliche Rangfolge der drei wichtigsten Gruppen angeben:

- 1) Nauplien
- 2) Copepodite.
- 3) adulte Copepoden

Dabei ist die Häufigkeit der zweiten und dritten Gruppe ähnlich und ihre Stellung kann wechseln. Für die Junifahrt wäre die Angabe einer durchschnittlichen Reihenfolge nicht sinnvoll, da zu starke Veränderungen von Station zu Station auftreten. Dies soll im folgenden anhand der jeweils vier zahlenmäßig wichtigsten Gruppen gezeigt werden:

<u>Stat.8</u>	<u>Stat.6</u>	<u>Stat.4</u>	<u>Stat.2</u>
1) Nauplien —	Nauplien —	Nauplien —	Bivalvierlarven
2) Rotatorien	Gastropodenl.	Polychaetenl.	Tintinnen
3) adulte Copep.	Copepodite	Bivalvierl.	Nauplien
4) Copepodite	Polychaetenl.	Gastropodenl.	Polychaetenl.

Diese auffällig wechselnde Rangfolge kann - gerade bei zahlenmäßig wichtigen Gruppen - für die Beurteilung der Nahrungselektion von Bedeutung sein.

3.4.2 Längen-Gewichts-Beziehungen von Planktontieren

Eine Reihe, insbesondere russischer Autoren, hat für bestimmte Planktonorganismen die mittleren Gewichte und Längen in verschiedenen Seegebieten untersucht (z.B. BOGOROV, 1934; BOGOROV & PREOBRAZHENSKEYA, 1934; KANAYEVA, 1962; PETERSOVA, 1967; PETINA, 1967; SHMELEVA, 1964). Für die Bestimmung des Lebendgewichtes von Calanus finmarchicus stellte KAMSHILOV (1951) eine Beziehung zum Kubus der Körperlänge auf, abgesehen von einem kleinen Korrekturglied. KRYLOV (1968) beschreibt für Copepoden und deren Jugendstadien allgemein eine Abhängigkeit des Naßgewichts von der 3. Potenz der Länge. Für häufige calanoide Copepoden der Nordsee untersuchte ROBERTSON (1968) die Beziehungen zwischen Trockengewicht und Cephalothorax-Länge. Er stellte Funktionsgleichungen der allgemeinen Form $y = bx^k$ auf, die nach HUXLEY (1932) für Beziehungen zwischen zwei unterschiedlich wachsenden Größen eines Tieres verwendet werden kann. Dabei ergaben sich z. T. deutlich von 3 abweichende k-Werte.

Während diese von ROBERTSON gefundenen k-Werte zur Abschätzung der von den Heringslarven der Nordsee aufgenommenen Biomasse dienen konnten, wurden für die Nahrungsorganismen der eigene Gewichtsbestimmungen nach der in Kap. 3.1.2 beschriebenen Methode durchgeführt. Die Untersuchungen basieren zum überwiegenden Teil auf dem Material der Maifahrt; für den Juni-Termin beschränken sie sich neben einigen Vergleichswerten vor allem auf die zu dieser Zeit besonders wichtigen Gruppen. Tab. 13 zeigt die Ergebnisse der Gewichtsmessungen für jeweils

Tabelle 13 : Beziehungen zwischen Länge und Trockengewicht für Planktontiere der Schlei

28. 5. 1969

11/12. 6. 1969

Organismengruppe	+) Station	Anzahl	Länge [mm]		μg /Ind.	+) Station	Anzahl	Länge [mm]		μg /Ind.
			von..bis..	\bar{x}				von..bis..	\bar{x}	
Centropages	1,3m,4o	24	0,75-0,95	0,903	7,5					
	"	21	0,90-1,18	1,048	10,7					
Pseudocalanus ♀	1,3,4	22	0,82-0,95	0,891	5,9					
♀	"	29	0,85-1,05	0,945	7,6					
♂	"	16	0,75-0,93	0,816	6,5					
Acartia	1,3,4	36	0,67-0,75	0,726	3,5					
	"	46	0,75-0,85	0,790	4,0					
	"	23	0,85-1,00	0,896	5,7					
Eurytemora ♀	6 m	40	0,57-0,63	0,620	1,75					
	"	50	0,65-0,70	0,660	1,8					
	"	70	0,70-0,90	0,740	2,7					
♂	"	64	0,52-0,60	0,583	1,7					
	"	96	0,62-0,65	0,630	2,1					
	"	43	0,67-0,72	0,700	2,3					
♀ u. ♂	4 o	78	0,57-0,65	0,620	2,1	6 m	34	0,52-0,67	0,590	1,5
	"	45	0,67-0,78	0,705	2,7					
Copepodite:										
Eurytemora	4 o	78	0,40-0,53	0,473	1,2					
	"	59	0,52-0,55	0,541	1,7					
	"	37	0,57-0,63	0,589	2,0					
	6 m	85	0,42-0,50	0,480	0,9					
	"	67	0,52-0,55	0,540	1,3	6 m	126	0,25-0,40	0,310	0,4
	"	34	0,57-0,62	0,590	1,9					
Copepodite	3,4	118	0,37-0,60	0,496	1,15					
sonst. calan.	"	88	0,57-0,73	0,639	2,3					
	"	42	0,72-0,90	0,779	4,3					
Harpacticiden	1,3,4,9	71	0,32-0,63	0,577	1,2					
	"	53	0,52-0,70	0,602	1,7					
	"	30	0,62-1,05	0,783	3,0					
Oithona	1,3,4	131	0,27-0,40	0,360	0,57					
	"	119	0,42-0,45	0,440	1,05					
	"	117	0,47-0,53	0,490	1,26					
Podon:										
a) ohne Brutsack	3 o	92	0,45-0,62	0,540	1,8					
	"	83	0,50-0,80	0,630	2,4					
	3m,4	44	0,45-0,83	0,650	2,9					
b) mit Brutsack	"	62	0,50-0,80	0,700	4,7					
	3 o	82	0,55-0,88	0,723	6,5					
c) mit Dauerei	3m,4	29	0,70-0,88	0,780	12,0					
Nauplien	4 o	1100	0,08-0,18	0,127	0,082	6 o	1000	0,09-0,24	0,143	0,105
						8	1000	0,10-0,27	0,190	0,145
Polychäten						4 m	500		ca 0,25	0,08
						"	70		ca 0,4	0,40
Rotatorien										
Filina						8	1000			0,205

+) siehe Fußnote Tab. 14

bestimmte Organismen- und Längengruppen: Für besonders selten vorkommende Arten wie Centropages hamatus und Pseudocalanus elongatus liegen nur einige orientierende Messungen vor. Ein mittleres Gewicht pro Individuum wurde für die Rotatorien-Gattung Filina bestimmt. Polychaetenlarven traten in zwei deutlich unterschiedenen Größengruppen auf, für die je ein mittleres Gewicht festgestellt wurde. Die in der Tab. 13 aufgeführten Längenangaben können bei diesen stark kontrahierten Formen nur als grobe Vergleichswerte dienen. Bei den anderen Organismengruppen, in denen mehrere Gewichtsbestimmungen vorliegen, führt die Berechnung von Regressionsgeraden aus den logarithmisierten Werte zu den in Abb. 29 dargestellten Beziehungen. Für Podon wurde allerdings auf die Berechnung einer Kurve verzichtet, da sich die Längen-Gewichts-Beziehung mit den Brutsackfüllungen ändert. Für jeweils 3 verschiedene mittlere Längen innerhalb der beiden Gruppen "mit" und "ohne" Brutsack sind die Ergebnisse der Gewichtsbestimmungen in Abb. 29 B eingetragen. Die nach Augenmaß gezeichnete Kurve stellt für diese gering vertretene Gruppe zweifellos eine ausreichende Basis zur Abschätzung der Biomasse aus Anzahl und Längenverteilung dar. Für ♂♂ und ♀♀ von Eurytemora affinis stehen gemeinsam 9 Wertepaare zur Verfügung, aus denen sich ein Unterschied zwischen den Geschlechtern nicht ableiten läßt. Dagegen deutet sich für die Copepodite eine von den Verhältnissen bei adulten Eurytemora abweichende Beziehung an (Abb. 29 A). Es wurde daher für jede der beiden Gruppen getrennt eine Regression berechnet. Die Werte für Eurytemora Copepodite ließen sich dabei mit denen der übrigen calanoiden Copepodite zusammenfassen, wie der hohe Korrelationsfaktor ($r = 0,9880$) für die gemeinsame Beziehung bestätigt.

Abb. 29 C-E zeigt die aus jeweils drei Wertepaaren berechneten Kurven für Acartia, Oithona, Harpacticiden und Nauplien, die als Grundlage für Abschätzungen der Biomassen bei diesen Gruppen im Plankton und Larvendarm benutzt wurden.

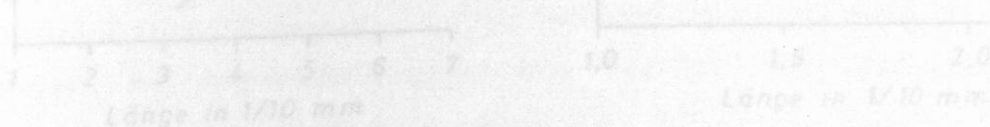


Abb. 29: Längen-Gewichts-Beziehungen für einige Zooplankter aus der Schlei.

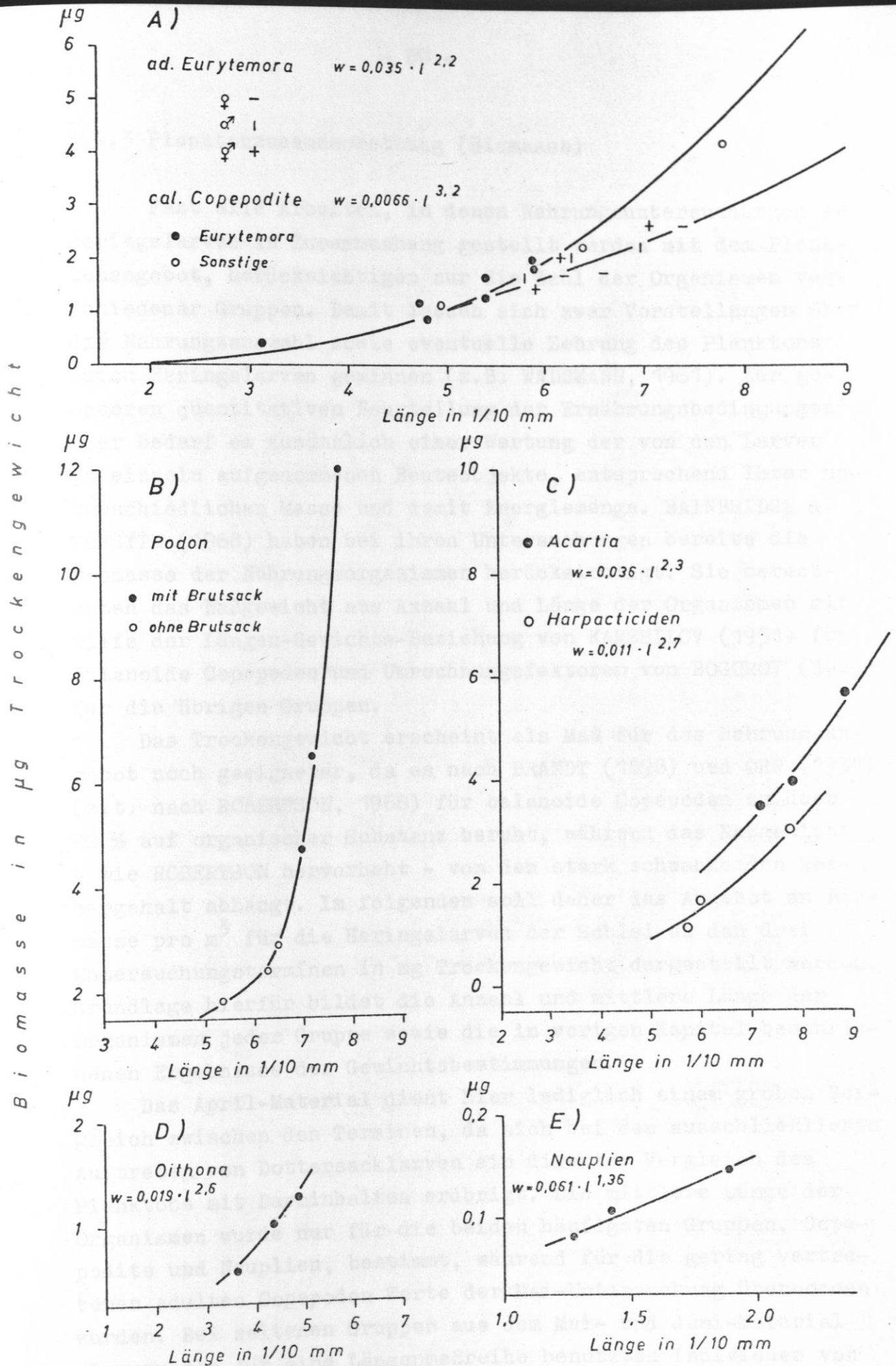


Abb. 29: Längen-Gewichts-Beziehungen für einige Zooplankter aus der Schlei.

3.4.3 Planktonzusammensetzung (Biomasse)

Fast alle Arbeiten, in denen Nahrungsuntersuchungen an Heringslarven in Zusammenhang gestellt werden mit dem Planktonangebot, berücksichtigen nur die Zahl der Organismen verschiedener Gruppen. Damit lassen sich zwar Vorstellungen über die Nahrungsauswahl sowie eventuelle Zehrung des Planktons durch Heringslarven gewinnen (z.B. WALDMANN, 1961). Zur genaueren quantitativen Beurteilung der Ernährungsbedingungen aber bedarf es zusätzlich einer Wertung der von den Larven ja einzeln aufgenommenen Beuteobjekte, entsprechend ihrer unterschiedlichen Masse und damit Energiemenge. BAINBRIDGE & FORSYTH (1968) haben bei ihren Untersuchungen bereits die Biomasse der Nahrungsorganismen berücksichtigt. Sie berechneten das Naßgewicht aus Anzahl und Länge der Organismen mit Hilfe der Längen-Gewichts-Beziehung von KAMSHILOV (1951) für calanoide Copepoden und Umrechnungsfaktoren von BOGOROV (1959) für die übrigen Gruppen.

Das Trockengewicht erscheint als Maß für das Nahrungsangebot noch geeigneter, da es nach BRANDT (1898) und ORR (1934) (zit. nach ROBERTSON, 1968) für calanoide Copepoden zu über 90 % auf organischer Substanz beruht, während das Naßgewicht - wie ROBERTSON hervorhebt - von dem stark schwankenden Wassergehalt abhängt. Im folgenden soll daher das Angebot an Biomasse pro m^3 für die Heringslarven der Schlei an den drei Untersuchungsterminen in mg Trockengewicht dargestellt werden. Grundlage hierfür bildet die Anzahl und mittlere Länge der Organismen jeder Gruppe sowie die im vorigen Kapitel beschriebenen Ergebnisse der Gewichtsbestimmungen.

Das April-Material dient hier lediglich einem groben Vergleich zwischen den Terminen, da sich bei dem ausschließlichen Auftreten von Dottersacklarven ein direkter Vergleich des Planktons mit Darminhalten erübrigt. Die mittlere Länge der Organismen wurde nur für die beiden häufigsten Gruppen, Copepodite und Nauplien, bestimmt, während für die gering vertretenen adulten Copepoden Werte der Mai-Untersuchung übernommen wurden. Bei seltenen Gruppen aus dem Mai- und Juni-Material stammen die für eine Längenmeßreihe benutzten Individuen von mehreren Stationen. Für wichtige Gruppen liegen dagegen Meß-

Tabelle 14 : Längenangeben für Zooplankter in der Schlei

28. 5. 1969

Organismengruppe	Station +)	Anzahl	Länge (mm) von..bis..	$\bar{x} \pm s$
Pseudocalanus ♀	1,3,4	51	0,82-1,05	$0,92 \pm 0,05$
♂	1,3,4	16	0,75-0,93	$0,82 \pm 0,04$
Acartia	1,3,4	105	0,67-1,00	$0,79 \pm 0,07$
Eurytemora ♀	9	107	0,60-0,75	$0,67 \pm 0,05$
	8	110	0,60-0,80	$0,67 \pm 0,04$
	7	146	0,52-0,85	$0,67 \pm 0,05$
	6	239	0,57-0,85	$0,67 \pm 0,06$
	4	103	0,57-0,82	$0,67 \pm 0,05$
gesamt		705	0,52-0,85	$0,67 \pm 0,05$
Eurytemora ♂	9	103	0,55-0,75	$0,63 \pm 0,04$
	8	116	0,55-0,75	$0,63 \pm 0,04$
	7	194	0,52-0,78	$0,63 \pm 0,04$
	6	392	0,55-0,75	$0,62 \pm 0,04$
	4	102	0,52-0,75	$0,62 \pm 0,04$
gesamt		907	0,52-0,78	$0,62 \pm 0,04$
Eurytemora	9	198	0,30-0,65	$0,53 \pm 0,06$
Copepodite	8	173	0,30-0,63	$0,53 \pm 0,06$
	7	177	0,37-0,70	$0,52 \pm 0,05$
	6	481	0,32-0,63	$0,52 \pm 0,05$
	4	246	0,40-0,63	$0,52 \pm 0,05$
gesamt		1275	0,30-0,70	$0,52 \pm 0,05$
Copepodite	3,4	294	0,37-0,90	$0,58 \pm 0,12$
sonst. calan.				
Nauplien	9	211	0,10-0,20	$0,14 \pm 0,02$
	7	199	0,10-0,19	$0,13 \pm 0,02$
	4	162	0,09-0,18	$0,13 \pm 0,02$
	3 m	238	0,10-0,18	$0,14 \pm 0,02$
	3 o	258	0,10-0,19	$0,14 \pm 0,02$
gesamt		1068	0,09-0,20	$0,14 \pm 0,02$
Harpacticiden	1,3,4,9	169	0,32-1,05	$0,59 \pm 0,12$
Oithona	1,3,4	425	0,27-0,53	$0,43 \pm 0,06$
Podon				
a) ohne Brutsack	4,3 o	56	0,45-0,83	$0,65 \pm 0,08$
b) mit "	"	63	0,50-0,80	$0,70 \pm 0,06$
c) mit Dauerei	"	29	0,70-0,88	$0,78 \pm 0,04$

29. 4. 1969

Organismengruppe	Station +)	Anzahl	Länge (mm) von..bis..	$\bar{x} \pm s$
Copepodite	4	69	0,3-0,7	$0,40$
Nauplien	4	100	0,13-0,67	$0,19$
	3	200	0,10-0,34	$0,21$
gesamt		300	0,10-0,67	$0,20$
11/12. 6. 1969				
Eurytemora ♀	6 m	23	0,55-0,70	$0,63 \pm 0,05$
	8 m	56	0,57-0,78	$0,64 \pm 0,04$
gesamt		79	0,55-0,78	$0,64 \pm 0,04$
Eurytemora ♂	6 m	48	0,50-0,65	$0,59 \pm 0,04$
	8 m	69	0,52-0,68	$0,61 \pm 0,04$
gesamt		117	0,50-0,68	$0,60 \pm 0,04$
Eurytemora				
Copepodite	6 m	252	0,25-0,50	$0,33 \pm 0,06$
	8 m	94	0,25-0,70	$0,29 \pm 0,05$
gesamt		346	0,25-0,70	$0,32 \pm 0,06$
Nauplien	2 m	213	0,09-0,28	$0,15 \pm 0,04$
	2 o	163	0,10-0,28	$0,16 \pm 0,04$
	4 m	207	0,09-0,27	$0,17 \pm 0,05$
	4 o	265	0,10-0,28	$0,16 \pm 0,05$
	6 m	330	0,08-0,25	$0,16 \pm 0,04$
	6 o	315	0,09-0,25	$0,15 \pm 0,04$
	8 o	308	0,09-0,27	$0,16 \pm 0,04$
	8 m	186	0,10-0,27	$0,19 \pm 0,03$
gesamt		1987	0,08-0,28	$0,16 \pm 0,04$
Harpacticiden	8 m	140	0,30-0,70	$0,48 \pm 0,09$

+) m = nur Hol aus mittlerer Tiefe (ca. 2 m)
o = nur Oberflächenhol (ca. 0,5 m)

reihen von verschiedenen Stationen getrennt vor. Die Größenbereiche und mittleren Längen sind in Tab. 14 zusammengefaßt.

Zwischen den Stationen zeigen sich kaum Unterschiede, so daß für jede Organismengruppe ein für alle Stationen einheitliches mittleres Gewicht pro Individuum zur Bestimmung der Gesamtbiomassen angenommen werden konnte. (Benutzte Werte in den Tabellen 10-12 für Organismenzahl pro Volumen angegeben.) Anhand der s-Werte in Tab. 14 wird deutlich, daß 2/3 aller Individuen einer Gruppe in einen relativ engen Größenbereich fallen. Damit bleibt der Fehler durch Benutzung von Längenmitteln anstelle mehrerer Längengruppen als Umrechnungsgrundlage sehr klein.

Die Zusammensetzung der Biomasse aus den einzelnen Organismengruppen gibt die Tab. 15 für alle drei Untersuchungs- termine wieder. Nicht berücksichtigt wurden Gruppen, die von den Larven entweder nicht aufgenommen (Centropages) oder nicht von ihnen verdaut werden können. Letzteres war bereits bei den Larven aus der Nordsee für Molluskenlarven und Copepoden-Eier festgestellt worden und bestätigt sich auch in der Schlei. Ebenso bleiben hier die Tintinnen und Phytoplanktonzellen unberücksichtigt. Die Biomasse der beiden wichtigsten Rotatorien- gattungen Filina und Brachionus wurden nur für die Junifahrt abgeschätzt, wo sie auch in den Larvendärmen auftreten. Für Brachionus erschienen eigene Gewichtsbestimmungen wegen ihres Panzers für diesen Zweck ungeeignet; für sie wurde die gleiche Masse pro Individuum angenommen wie für Filina. Bei Poly- chaetenlarven liegen mittlere Gewichtswerte für zwei Größen- gruppen vor: kleine Gruppe 0,08 μg , große Gruppe 0,4 μg . Da im Mai-Material überwiegend die kleine Gruppe vertreten war, wurde hier als Annäherungswert 0,1 μg pro Individuum gewählt. Im Juni-Material lag das Verhältnis der großen zur kleinen Gruppe bei etwa 1 : 5, dem entspricht dann ein mittlerer Ge- wichtswert von 0,13 μg .

Eine Übersicht über die Bedeutung der Gruppen im Ver- gleich der drei Fahrten bietet Abb. 30. Während die für Heringslarven adäquate Gesamtbiomasse Ende April und Ende Mai etwa gleich gewesen sein dürfte, lag sie Anfang Juni bedeutend niedriger. Die starke zahlenmäßige Vorherrschaft der Nauplien

Tabelle 15 : Planktonverteilung in der Schlei an drei Terminen - Biomasse pro 1 m³ (in mg Trockengewicht)

Station	29.4.1969				11/12. 6. 1969							
	7	6	4	3	8	8	6	6	4	4	2	2
Fangtiefe (m) ca.	2 - 3				0,50	1,10	0,50	2,30	0,50	2,30	0,50	4,30
Pseudocalanus ♀				6,80								
♂				9,10								
Acartia			1,47	25,20								
Eurytemora ♀	70,40	7,92	0,35	0,35	1,96	8,20	0,10	0,96				
♂	76,00	15,20	0,20	0,70	2,04	8,33	0,17	2,13				
calan. Copepodite	210,56	21,50	5,15	8,74		1,29	1,29	10,92	0,21	0,70	0,02	0,03
Harpacticiden					1,52	3,68	0,14	0,38			0,15	0,02
Copepodennauplien	230,40	176,00	64,64	75,52	55,56	99,00	24,12	46,80	2,40	2,40	0,40	0,42
Cirriped.nauplien										0,05	0,02	0,02
Polychätenlarven				2,03			0,57	1,24	1,89	1,76	0,51	0,27
Rotatorien												
Filina					10,60	49,40	0,88	0,30				
Brachionus					3,98	3,52						
S u m m e	587,36	220,62	71,81	128,44	75,66	173,42	27,27	62,73	4,50	4,91	1,10	0,76

Station	28. 5. 1969										
	9	8	7	6	5	5	4	4	3	3	1
Fangtiefe (m) ca.	2,30	2,30	1,10	2,30	2,30	0,50	2,30	0,50	3,30	0,50	0,50
Pseudocalanus ♀					0,14		2,04		0,68		1,97
♂							0,56		0,10		1,69
Acartia					0,08		1,68		1,89		2,60
Eurytemora ♀	166,00	194,00	16,30	68,60	3,52	2,64	49,10	2,86	13,00	0,68	12,10
♂	194,00	175,00	45,40	115,90	11,40	4,56	34,00	2,28	17,67	1,06	13,87
calan. Copepodite											
Eurytemora	282,00	182,00	34,60	88,90	11,30	4,68	52,90	5,20	18,07	1,43	33,15
sonstige							5,40	1,66	1,76	0,90	13,32
Oithona							0,74	0,44	0,25	0,29	2,91
Harpacticiden		11,34	2,66	1,04	0,41	0,43	0,28	0,46	0,42	0,49	0,84
Copepodennauplien	87,20	51,50	91,70	20,50	19,20	27,30	14,20	22,70	8,89	23,50	9,90
Cirripediernauplien				0,07	0,04	0,02	0,02			0,01	0,01
Podon			8,64		3,51	7,56	3,73	3,62	3,51	38,43	5,40
Polychätenlarven				0,15	0,03	0,03	3,08	1,87	1,49	0,68	0,51
S u m m e	729,20	613,84	199,30	295,16	49,63	47,22	167,82	41,04	67,73	67,38	98,27

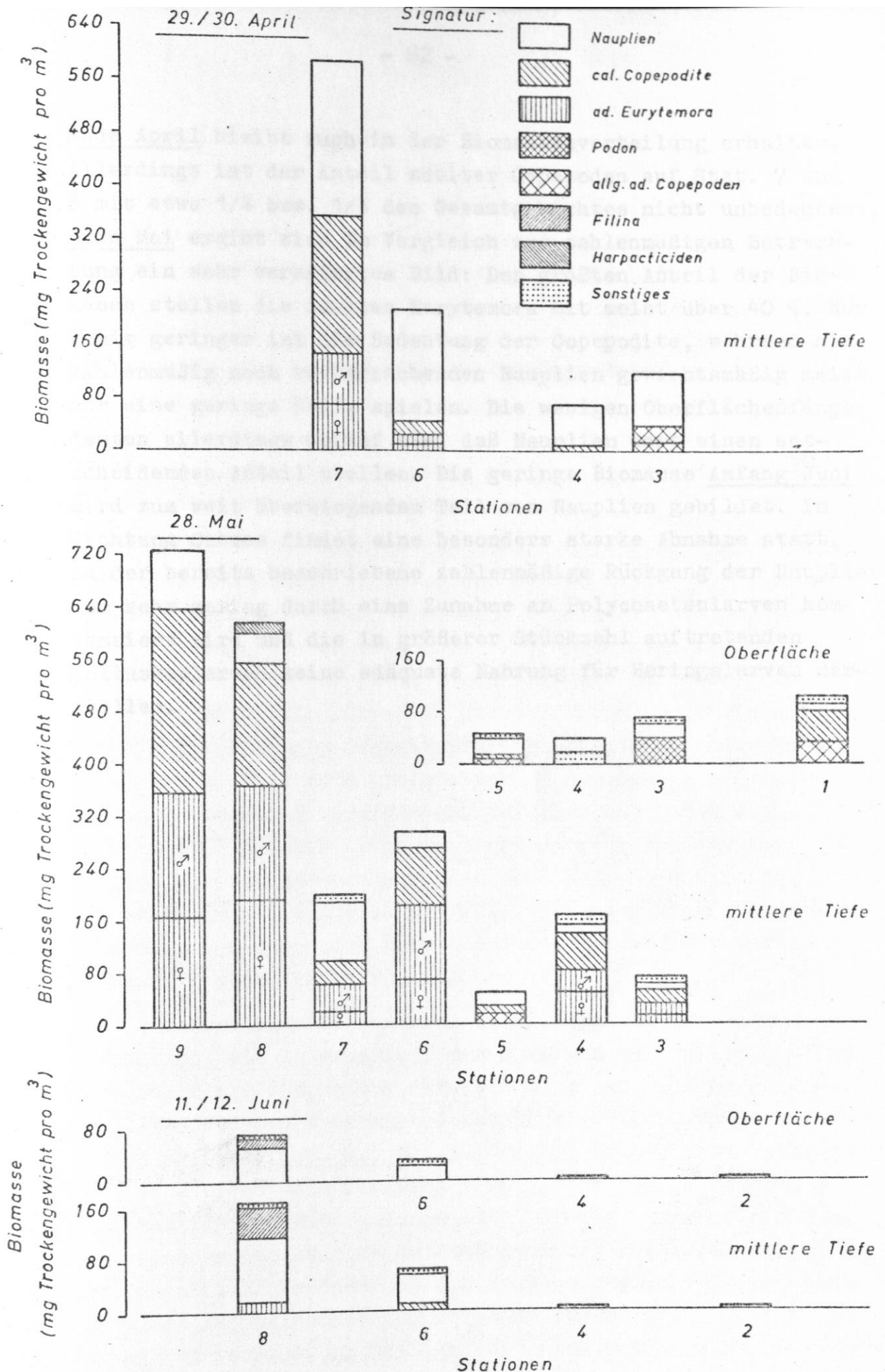


Abb. 30: Planktonverteilung und -zusammensetzung (Biomasse) an drei Untersuchungsterminen in der Schlei.

Ende April bleibt auch in der Biomassenverteilung erhalten. Allerdings ist der Anteil adulter Copepoden auf Stat. 7 und 3 mit etwa $1/4$ bzw. $1/3$ des Gesamtgewichtes nicht unbedeutend, Ende Mai ergibt sich im Vergleich zur zahlenmäßigen Betrachtung ein sehr verändertes Bild: Den größten Anteil der Biomasse stellen die adulten Eurytemora mit meist über 40 %. Nur wenig geringer ist die Bedeutung der Copepodite, während die zahlenmäßig noch vorherrschenden Nauplien gewichtsmäßig meist nur eine geringe Rolle spielen. Die wenigen Oberflächenfänge deuten allerdings darauf hin, daß Nauplien dort einen entscheidenden Anteil stellen. Die geringe Biomasse Anfang Juni wird zum weit überwiegenden Teil von Nauplien gebildet. In Richtung Ostsee findet eine besonders starke Abnahme statt, da der bereits beschriebene zahlenmäßige Rückgang der Nauplien nur sehr gering durch eine Zunahme an Polychaetenlarven kompensiert wird und die in größerer Stückzahl auftretenden Molluskenlarven keine adäquate Nahrung für Heringslarven darstellen.

gefüllten Därmen in dichter Folge hintereinander angetroffen. Kleinere Organismen lagen häufig zu mehreren nebeneinander, aber auch größere wurden ineinander und nebeneinander geschoben vorgefunden. Zwischen mehr oder weniger weit gefüllten, z.T. auch stark erweiterten Abschnitten, konnten allerdings auch Strecken ohne Nahrung auftreten, so daß eine eindeutige Angabe des Füllungsgrades in Milliarderteilen hier - wie bei den Larven aus der Nordsee - aufgrund mangelhafter Messung nicht möglich erschien.

Der durchschnittlich hohe Verdauungsgrad der Nahrung nahm gewöhnlich, wie zu erwarten, zum Anus hin zu. Vollkommen frische Nährtiere wurden nur direkt hinter den Pylorus gefunden. Meist man von den überhaupt nicht angegriffenen Molluskenlarven ab (vgl. Kap. 2.3.1). Allerdings traten noch recht gut erhaltene Organismen inmitten einer Reihe völlig verdauter gleichartiger Objekte gelegentlich bis zum Darmende hin auf. Insbesondere bei starkem Füllungsgrad lag nicht immer eine kontinuierliche Veränderung des Verdauungsgrades vor. Schwierig wurde seine Abschätzung bei Nährtieren, die z.T. bereits weitgehend verdaut, an Stellen, die sich mit anderen Nahrungsorganismen überdeckten, dagegen noch recht frisch waren. Es

3.5 Nahrung der Heringslarven

Untersuchungen über die Nahrung von Heringslarven im Zusammenhang mit dem Planktonangebot liegen für Frühjahrslai-cher der Ostsee bereits für die Riga-Bucht (LISIVNENKO, 1961; LISHEV et al., 1961) und für den Greifswalder Bodden (WALDMANN, 1961) vor. In den eigenen Untersuchungen für die Schlei sollen neben der bisher beachteten qualitativen Nahrungszusammensetzung und der Organismenzahl, sowie bei LISIVNENKO auch der Organismengröße, zusätzlich auch die Verwertbarkeit der Beuteobjekte, ihre Biomasse und eventuelle vertikale Unterschiede mit berücksichtigt werden.

Von den im Mai und Juni in der Schlei gefangenen Larven wurden insgesamt 365 Stück, entsprechend der im Kap. 3.1.2 beschriebenen Methode auf ihren Darminhalt untersucht. Im Gegensatz zu der verstreuten Anordnung der Nahrungsorganismen im Darm der Larven aus der Nordsee, lagen hier die Nährtiere in den meist gut gefüllten Därmen in dichter Folge hintereinander aufgereiht. Kleinere Organismen lagen häufig zu mehreren nebeneinander, aber auch größere wurden ineinander und nebeneinander geschoben vorgefunden. Zwischen mehr oder weniger dicht gefüllten, z.T. auch stark erweiterten Abschnitten, konnten allerdings auch Strecken ohne Nahrung auftreten, so daß eine sinnvolle Angabe des Füllungsgrades in Millimetern auch hier - wie bei den Larven aus der Nordsee - aufgrund direkter Messung nicht möglich erschien.

Der durchschnittlich hohe Verdauungsgrad der Nahrung nahm gewöhnlich, wie zu erwarten, zum Anus hin zu. Vollkommen frische Nährtiere wurden nur direkt hinter dem Pylorus gefunden, sieht man von den überhaupt nicht angegriffenen Molluskenlarven ab (vgl. Kap. 2.3.1). Allerdings traten noch recht gut erhaltene Organismen inmitten einer Reihe völlig verdauter gleichartiger Objekte gelegentlich bis zum Darmende hin auf. Insbesondere bei starkem Füllungsgrad lag nicht immer eine kontinuierliche Veränderung des Verdauungsgrades vor. Schwierig wurde seine Abschätzung bei Nährtieren, die z.T. bereits weitgehend verdaut, an Stellen, die sich mit anderen Nahrungsorganismen überdeckten, dagegen noch recht frisch waren. Es

zeigt sich also, daß bei starker Darmfüllung die Beuteobjekte nicht mehr alle bzw. nicht vollständig in direkten Wandkontakt gelangen und daher, wie in Zuchtexperimenten beobachtet (z.B. ROSENTHAL, 1969), wenig verdaut wieder ausgeschieden werden können.

3.5.1 Ergebnisse der Untersuchungsfahrt am 28.5.1969

3.5.1.1 Nahrungsmenge und -zusammensetzung (allgemein)

Für den Maitermin wurden neben den beiden Hauptgrößen-
gruppen, 14 und 19 mm, auch eine geringe Zahl 8 und 20 mm
große Larven untersucht. Einen orientierenden Vergleich zwi-
schen den vier Gruppen in bezug auf den Prozentsatz Larven
mit Nahrung, die mittlere Organismenzahl und ihre Biomasse
(Futtermenge) pro 10 Larven sowie die mittlere Größe der Nah-
rungsorganismen und den Verdauungsgrad bietet folgende Auf-
stellung:

Tabelle 16

Larvengröße (mm)	8	14	19	20
Anzahl d. unters.Larven	10	32	34	32
Larven mit Nahrung (%)	70	97	94	97
Organismenz.pro 10 Larv.	11	45	82	113
mittl. Organism.-Länge(mm)	0,19	0,32	0,56	0,58
Futtermenge pro 10 L.(µg)	2,44	24,66	131,13	203,56
mittl. Verd.-Grad(0-4)	3,54	3,24	3,55	3,36

Im Gegensatz zu den meisten Autoren (vgl. Zusammenfassung
BLAXTER, 1965) und den eigenen Befunden für die Nordsee, die
einen relativ hohen Anteil Larven mit leerem Darm zeigen, wur-
den hier - mit Ausnahme der kleinsten Gruppe - in nahezu jedem
Darm Nahrungsreste gefunden. Die durchschnittliche Organismen-

zahl pro Larve, die mittlere Organismengröße und entsprechend auch die Biomasse der Nahrung pro Larve zeigen den häufig beschriebenen Anstieg mit der Larvengröße. Dieser Anstieg wird hier auch noch zwischen den nur gering in der Größe unterschiedenen 19 und 20 mm langen Larven deutlich. Für den Verdauungsgrad ergibt sich keine einheitliche Tendenz zur Veränderung mit der Larvengröße.

Über die Zusammensetzung der Nahrung auf den verschiedenen Stationen gibt. Tab. 17 für alle untersuchten Larven Aufschluß, und zwar sowohl über die durchschnittliche Zahl von Organismen einer Gruppe (Abundanz) als auch die Regelmäßigkeit, mit der sie aufgenommen wurden, ausgedrückt im Prozentsatz Larven mit Nahrung, in denen die jeweiligen Organismengruppen auftreten (Präsenz).

Von 8 mm-Larven wurden nur 10 aus einem Fang genauer untersucht. Diese erst vor kurzem zu aktiver Nahrungsaufnahme übergegangenen Larven enthielten nur Nauplien und Copepoditstadien, wobei Nauplien die Hauptrolle spielten. In einem Darm befand sich außerdem noch der Schalenrest eines Rotators.

Auch bei den 14 mm-Larven stellen Nauplien noch den größten zahlenmäßigen Anteil. Von ihnen werden aber zusätzlich zur nächstwichtigen Gruppe, den Copepoditen, auch adulte Eurytemora aufgenommen. Es fällt dabei auf, daß die Zahl der Männchen deutlich höher liegt als die der Weibchen. Dieser Unterschied kann zumindest für die Stat. 3 und 4 nicht mit einer unterschiedlichen Häufigkeit im Plankton erklärt werden. Auch auf den Stat. 8 und 9 liegt für beide Geschlechter die Individuendichte im Plankton in gleicher Größenordnung (vgl. Tab. 11). Eine Erklärung bietet der Größenunterschied zwischen den ♂♂ und ♀♀ von Eurytemora (vgl. Tab. 14): Die ♀♀ liegen näher an der oberen Grenze des aufgenommenen Größenspektrums und werden somit weniger intensiv aufgenommen. Neben den drei Hauptgruppen treten in geringer Zahl, entsprechend ihrer geringen Bedeutung im Plankton, außerdem Harpacticiden, Oithona und Podon auf.

Bei 19 mm-Larven werden Nauplien nur noch wenig beachtet und gleichzeitig der Größenbereich der Beuteobjekte mit der Aufnahme von Acartia und Pseudocalanus nach oben ausgedehnt. Den ersten Rang nehmen hier die Copepodite ein, gefolgt von

Eurytemora ♂♂ und ♀♀, während Nauplien im Mittel erst an vierter Stelle stehen. Ein ähnliches Bild ergibt sich für 20 mm-Larven, die allerdings keine Nauplien mehr aufgenommen haben, dafür aber die größeren Copepoden-Arten regelmäßiger und zahlreicher enthalten.

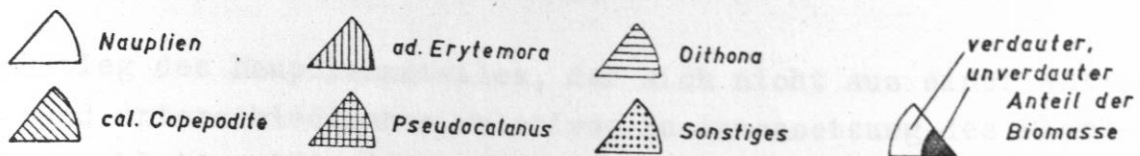
3.5.1.2 regionale und vertikale Veränderungen

Einen Vergleich der Nahrungsmenge und -zusammensetzung zwischen den Stationen und Tiefenhorizonten bietet Abb. 31. Dort wurde der mittlere Darminhalt von 10 Heringslarven der Größen 14 und 19 mm als Biomasse der Nahrung (linke Kreisfläche) sowie als Organismenzahl (rechte Kreisfläche) dargestellt.

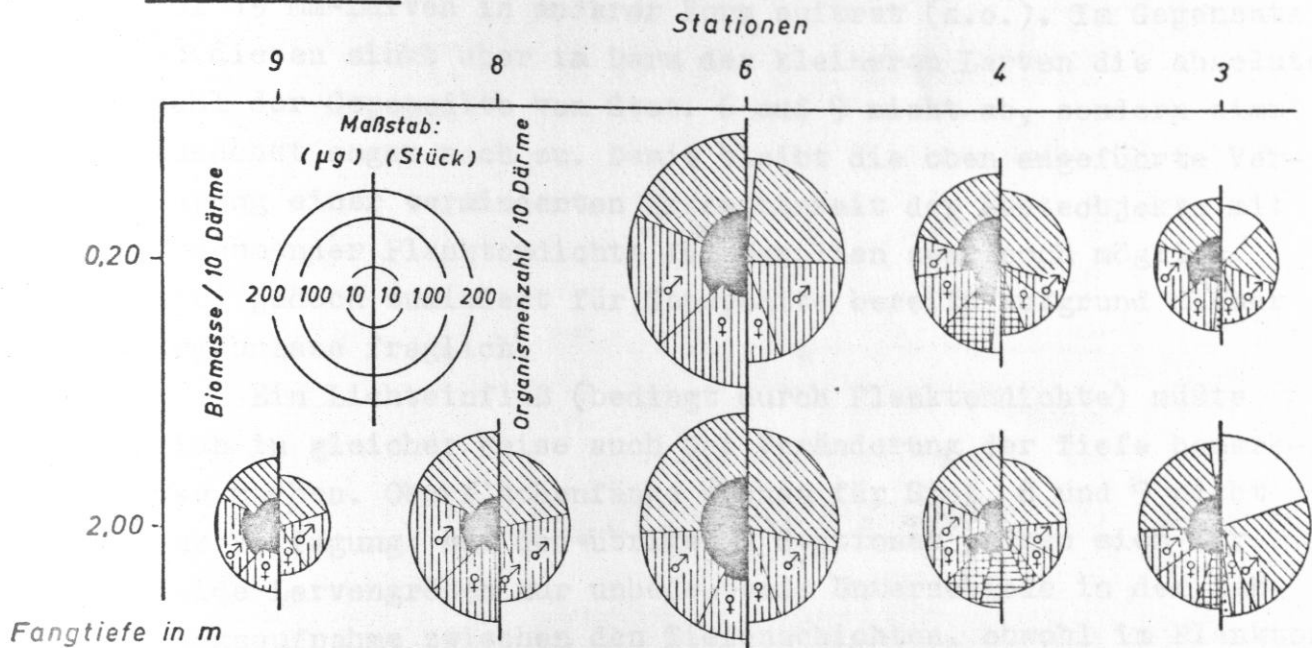
Larven von 19 mm Länge zeigen die größte Darmfüllung auf Stat. 6 (mittlere Schlei). Zur inneren und äußeren Schlei hin sinkt sowohl die Organismenzahl als auch die Biomasse kontinuierlich ab. Dieses Ergebnis ist im Vergleich zur Planktonverteilung zunächst überraschend, da das größte Nahrungsangebot gerade im innersten Schleibereich vorliegt. Im Gegensatz zur prozentualen Zusammensetzung des Planktons aus den einzelnen Organismen-Gruppen steht die deutliche Zunahme des Anteiles adulter Eurytemora im Darm der Larven von Stat. 6 auf 9 (vgl. Abb. 28). Es liegt die Vermutung nahe, daß die geringe Nahrungsaufnahme in der inneren Schlei und die Verschiebung zu größerer Beute mit ungünstigen Sichtverhältnissen bei zu großer Planktondichte zusammenhängt. Ob die herabgesetzte Sicht oder ein direkter Einfluß der Organismenzahl im Plankton auf die Nahrungsaufnahme die vorliegenden Ergebnisse erklären kann, soll weiter unten diskutiert werden.

Für 14 mm-Larven ergibt sich kein Maximum des Darminhaltes im Mittelabschnitt der Schlei, sondern hier zeigt sich eine etwas einheitlichere Tendenz über die gesamte Stationsfolge, wobei allerdings die Veränderungen der Organismenzahl und der Biomasse der Nahrung im Darm gegensinnig verlaufen. Während erstere von innen nach außen ansteigt, nimmt letztere in gleicher Richtung ab. Dies ist bedingt durch einen starken

Signatur :



19 mm Larven



14 mm Larven

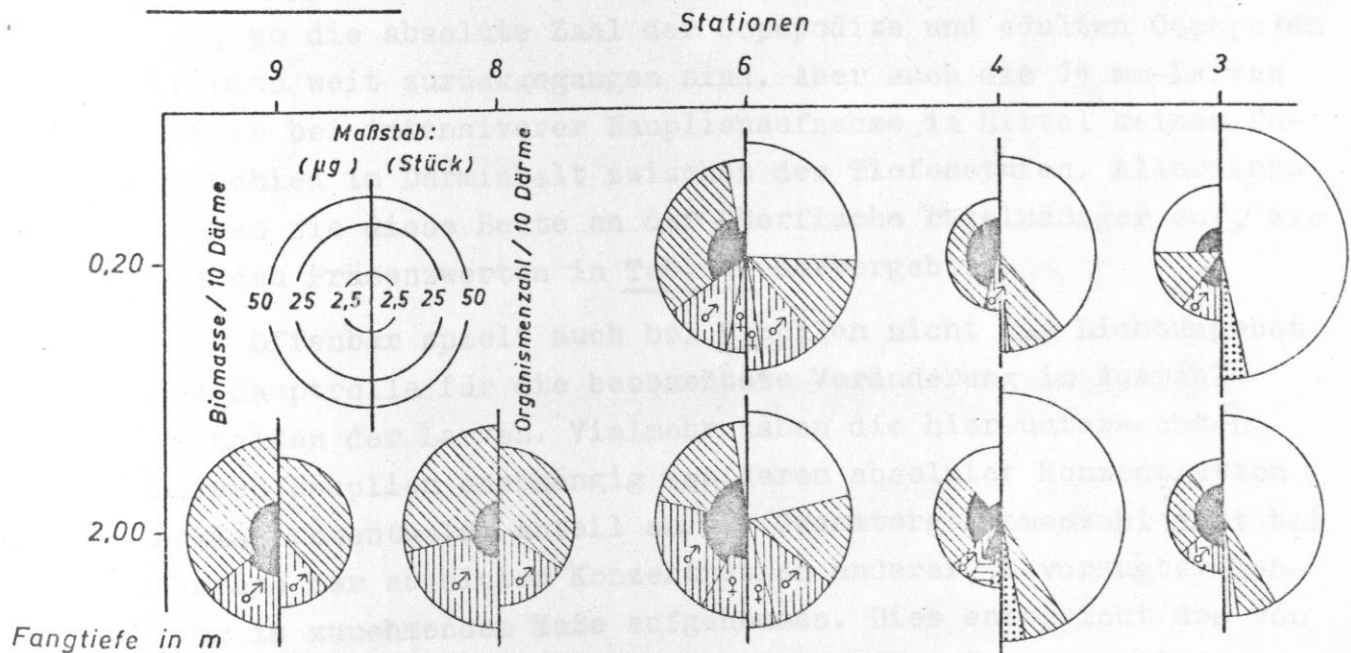


Abb. 31: Durchschnittlicher Darminhalt von 19 und 14 mm Larven am 28.5.1969 in der Schlei. (linke Kreisfläche=Biomasse rechte " =Organ.-zahl)

Anstieg des Nauplienanteiles, der sich nicht aus einer entsprechend unterschiedlichen relativen Zusammensetzung des Planktons ableiten läßt (vgl. Abb. 28). Offenbar liegt auch hier eine Veränderung des Aufnahmeverhaltens im Zusammenhang mit der absoluten Individuendichte des Planktons vor, die schon bei 19 mm-Larven in anderer Form auftrat (s.o.). Im Gegensatz zu diesen sinkt aber im Darm der kleineren Larven die absolute Zahl der Copepodite von Stat. 6 auf 9 nicht ab, sondern nimmt zunächst sogar noch zu. Damit bleibt die oben angeführte Vermutung einer verminderten Erkennbarkeit der Beuteobjekte mit zunehmender Planktondichte für Nauplien zwar noch möglich, wird jedoch zumindest für Copepodite bereits aufgrund dieser Ergebnisse fraglich.

Ein Lichteinfluß (bedingt durch Planktondichte) müßte sich in gleicher Weise auch bei Veränderung der Tiefe bemerkbar machen. Oberflächenfänge stehen für Stat. 8 und 9 nicht zur Verfügung; auf den übrigen 3 Stationen zeigen sich für beide Larvengrößen nur unbedeutende Unterschiede in der Nahrungsaufnahme zwischen den Tiefenschichten, obwohl im Plankton der Nauplienanteil nahe der Oberfläche deutlich höher liegt (vgl. Abb. 28). Diese Organismengruppe spielt zwar bei 19 mm-Larven nur eine sehr geringe Rolle; sie tritt erst bei Stat. 3 auf, wo die absolute Zahl der Copepodite und adulten Copepoden bereits weit zurückgegangen sind. Aber auch die 14 mm-Larven zeigen bei intensiverer Nauplienaufnahme im Mittel keinen Unterschied im Darminhalt zwischen den Tiefenstufen. Allerdings nehmen sie diese Beute an der Oberfläche regelmäßiger auf, wie aus den Präsenzwerten in Tab. 17 hervorgeht.

Offenbar spielt auch bei Nauplien nicht das Lichtangebot die Hauptrolle für die beobachtete Veränderung im Auswahlverhalten der Larven. Vielmehr haben die hier untersuchten Larven Nauplien unabhängig von deren absoluter Konzentration sowie prozentuaalem Anteil an der Gesamtorganismenzahl erst bei Abnahme der absoluten Konzentration anderer, bevorzugter Nahrung in zunehmendem Maße aufgenommen. Dies entspricht dem von LISHEV et al. (1961) beschriebenen von der Konzentration an Nauplien und Copepoditen abhängigen Auswahlverhalten gegenüber Rotatorien bei jungen Larven des Frühjahrsherings in der Bucht von Riga.

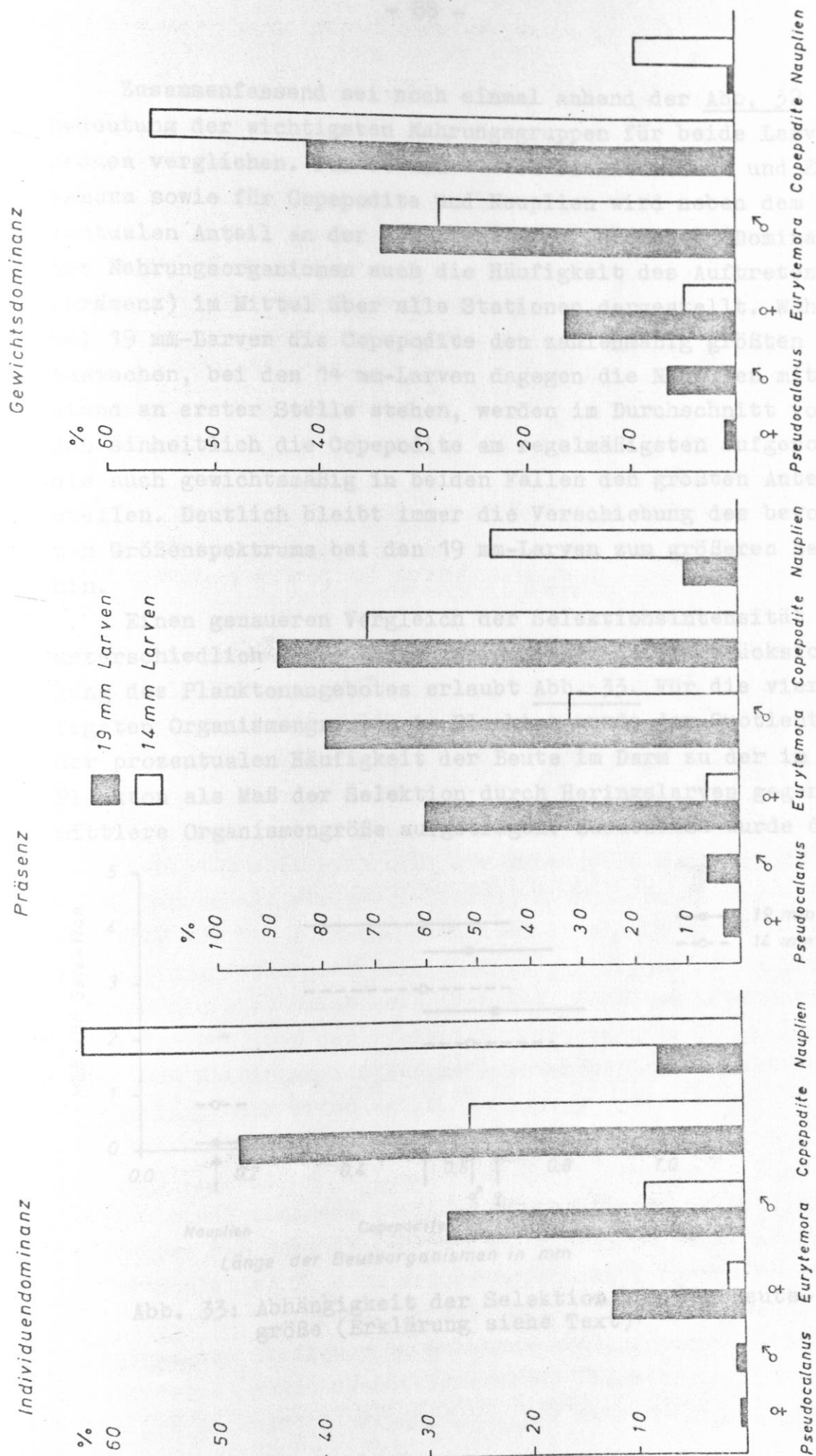


Abb. 32: Vergleich der Nahrungszusammensetzung für 14 und 19 mm lange Larven (Mittelwerte aus 5 Stationen)

Zusammenfassend sei noch einmal anhand der Abb. 32 die Bedeutung der wichtigsten Nahrungsgruppen für beide Larvengrößen verglichen. Für ♂♂ und ♀♀ von *Pseudocalanus* und *Eurytemora* sowie für Copepodite und Nauplien wird neben dem prozentualen Anteil an der Gesamtzahl und -biomasse (Dominanz) der Nahrungsorganismen auch die Häufigkeit des Auftretens (Präsenz) im Mittel über alle Stationen dargestellt. Während bei 19 mm-Larven die Copepodite den zahlenmäßig größten Teil ausmachen, bei den 14 mm-Larven dagegen die Nauplien mit Abstand an erster Stelle stehen, werden im Durchschnitt von beiden einheitlich die Copepodite am regelmäßigsten aufgenommen, die auch gewichtsmäßig in beiden Fällen den größten Anteil stellen. Deutlich bleibt immer die Verschiebung des bevorzugten Größenspektrums bei den 19 mm-Larven zum größeren Bereich hin.

Einen genaueren Vergleich der Selektionsintensität für unterschiedlich große Nahrungsorganismen unter Berücksichtigung des Planktonangebotes erlaubt Abb. 33. Für die vier häufigsten Organismengruppen im Plankton wurde der Quotient aus der prozentualen Häufigkeit der Beute im Darm zu der im Plankton als Maß der Selektion durch Heringslarven gegen die mittlere Organismengröße aufgetragen. Zusätzlich wurde der

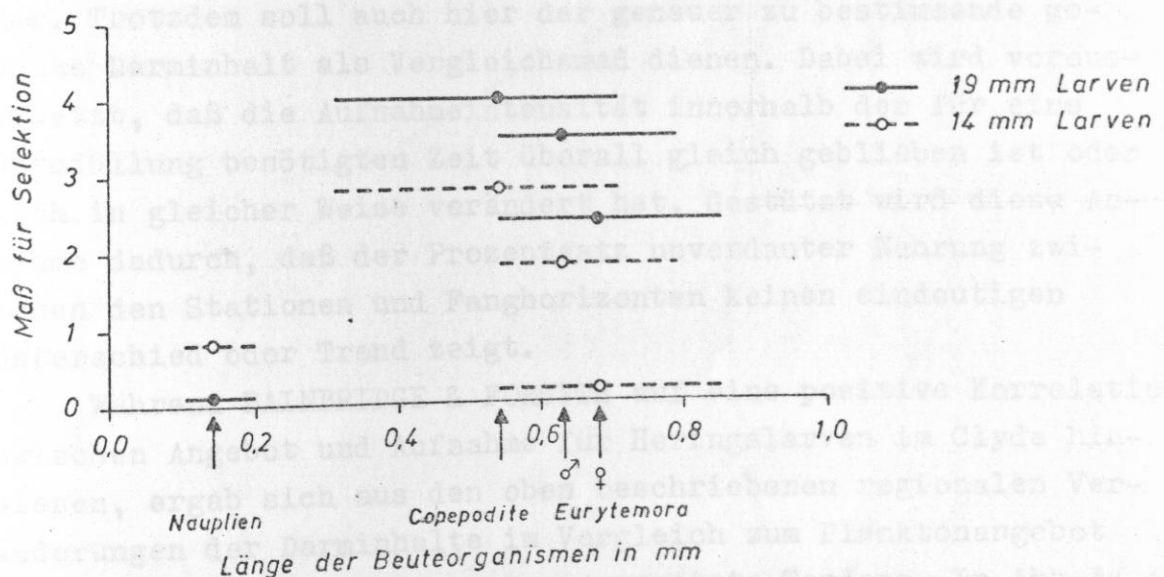


Abb. 33: Abhängigkeit der Selektion von der Beutegröße (Erklärung siehe Text)

Größenbereich der jeweiligen Beuteobjekte im Plankton angedeutet. In dieser Abbildung wird deutlich, daß Nauplien bereits von den 14 mm-Larven nur noch relativ gering beachtet werden und für 19 mm-Larven keine adäquate Nahrung mehr darstellen. Die obere Grenze des bevorzugten Größenspektrums liegt für 14 mm-Larven bei Organismen der Größe von Eurytemora ♀♀; für 19 mm-Larven ist diese Grenze hier nicht anzugeben, da entsprechende Organismen in zu geringer Zahl im Plankton vertreten sind und damit der Quotient aus den Häufigkeiten zu unsicher wird.

3.5.1.3 Aufnahmeintensität in Abhängigkeit von der Nahrungskonzentration

BAINBRIDGE & FORSYTH (1968) benutzten als Maß für die Intensität der Aufnahme die aus der Organismenzahl und -größe berechnete Biomasse des Darminhaltes ohne Berücksichtigung des Verdauungsgrades. In unserem Fall stellt die zur Fangzeit herrschende Intensität, die sich in der Menge frischer Nahrung widerspiegelt, das eigentlich relevante Vergleichsmaß für die zu dieser Zeit und an diesem Ort herrschende Planktonsituation dar. Trotzdem soll auch hier der genauer zu bestimmende gesamte Darminhalt als Vergleichsmaß dienen. Dabei wird vorausgesetzt, daß die Aufnahmeintensität innerhalb der für eine Darmfüllung benötigten Zeit überall gleich geblieben ist oder sich in gleicher Weise verändert hat. Gestützt wird diese Annahme dadurch, daß der Prozentsatz unverdauter Nahrung zwischen den Stationen und Fanghorizonten keinen eindeutigen Unterschied oder Trend zeigt.

Während BAINBRIDGE & FORSYTH auf eine positive Korrelation zwischen Angebot und Aufnahme für Heringslarven im Clyde hingen, ergab sich aus den oben beschriebenen regionalen Veränderungen der Darminhalte im Vergleich zum Planktonangebot in der Schlei z. T. eine entgegengesetzte Tendenz. In Abb. 34 A wurde die von 10 Larven der Größen 14, 19 und 20 mm auf den verschiedenen Stationen im Durchschnitt aufgenommene Biomasse (Futtermenge) gegen das entsprechende Planktonangebot (Biomasse pro m³ Wasser) aufgetragen. Die Anordnung der Punkte läßt

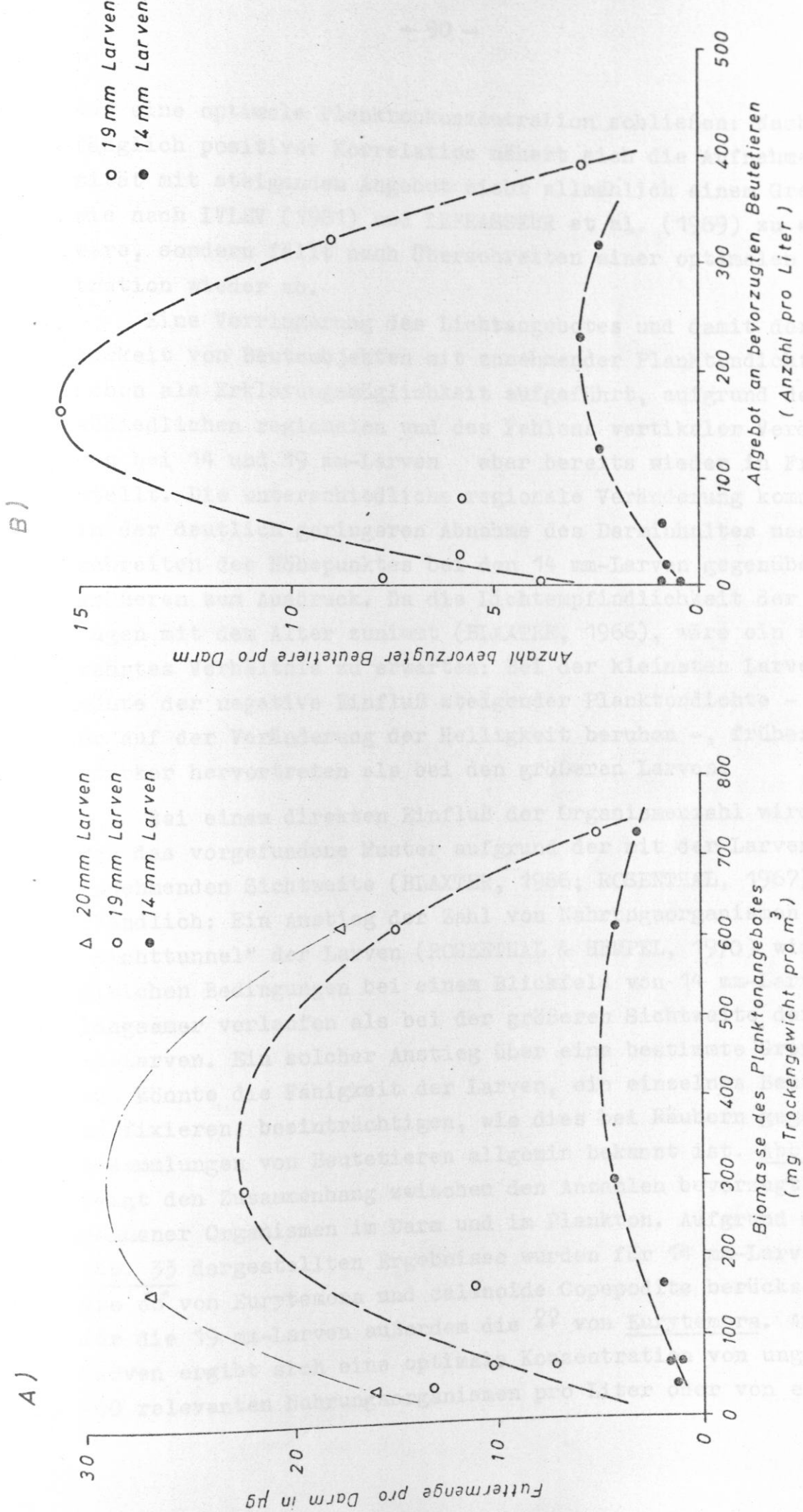


Abb. 34: Abhängigkeit der Nahrungsaufnahme vom Angebot

A) Biomasse (Futtermenge = Biomasse der Beutetiere in μg Trockengewicht)

B) Anzahl bevorzugter Nahrungsorganismen

auf eine optimale Planktonkonzentration schließen: Nach anfänglich positiver Korrelation nähert sich die Aufnahmeintensität mit steigendem Angebot nicht allmählich einem Grenzwert, wie nach IVLEV (1961) und LEBRASSEUR et al. (1969) zu erwarten wäre, sondern fällt nach Überschreiten einer optimalen Konzentration wieder ab.

Eine Verringerung des Lichtangebotes und damit der Sichtbarkeit von Beuteobjekten mit zunehmender Planktondichte wurde schon als Erklärungsmöglichkeit aufgeführt, aufgrund der unterschiedlichen regionalen und des Fehlens vertikaler Veränderungen bei 14 und 19 mm-Larven aber bereits wieder in Frage gestellt. Die unterschiedliche regionale Veränderung kommt hier in der deutlich geringeren Abnahme des Darminhaltes nach Überschreiten des Höhepunktes bei den 14 mm-Larven gegenüber den größeren zum Ausdruck. Da die Lichtempfindlichkeit der Larvenaugen mit dem Alter zunimmt (BLAXTER, 1966), wäre ein umgekehrtes Verhältnis zu erwarten: Bei der kleinsten Larvengruppe müßte der negative Einfluß steigender Planktondichte - sollte er auf der Veränderung der Helligkeit beruhen -, früher und stärker hervortreten als bei den größeren Larven.

Bei einem direkten Einfluß der Organismenzahl wird dagegen das vorgefundene Muster aufgrund der mit der Larvengröße zunehmenden Sichtweite (BLAXTER, 1966; ROSENTHAL, 1967) verständlich: Ein Anstieg der Zahl von Nahrungsorganismen im "Sichttunnel" der Larven (ROSENTHAL & HEMPEL, 1970) wird unter gleichen Bedingungen bei einem Blickfeld von 14 mm-Larven langsamer verlaufen als bei der größeren Sichtweite der 19-20 mm-Larven. Ein solcher Anstieg über eine bestimmte Grenze hinaus könnte die Fähigkeit der Larven, ein einzelnes Beuteobjekt zu fixieren, beeinträchtigen, wie dies bei Räubern gegenüber Ansammlungen von Beutetieren allgemein bekannt ist. Abb. 34 B zeigt den Zusammenhang zwischen den Anzahlen bevorzugt aufgenommener Organismen im Darm und im Plankton. Aufgrund der in Abb. 33 dargestellten Ergebnisse wurden für 14 mm-Larven nur die ♂♂ von Eurytemora und calanoide Copepodite berücksichtigt, für die 19 mm-Larven außerdem die ♀♀ von Eurytemora. Aus den Kurven ergibt sich eine optimale Konzentration von ungefähr 200 relevanten Nahrungsorganismen pro Liter oder von einem

Organismus auf 5 cm^3 . Ein wegen der ungleichen Sichtweite zu erwartender Unterschied zwischen den Larvengrößen deutet sich zwar an, läßt sich aber anhand der wenigen zur Verfügung stehenden Wertepaare nicht absichern. Dabei bleibt zu bedenken, daß der optimale Wert für die kleinen Larven durch Vernachlässigung der Nauplien stärker unterschätzt wird als bei den größeren Larven.

BLAXTER (1965) stellte aus den Ergebnissen verschiedener Autoren (LISHEV et al., WALDMANN, NIKITINSKAYA, ARTHUR) die mittleren Organismenabstände im Plankton für Nahrungsbedingungen zusammen, die als adäquat angenommen wurden. Diese Angaben, bei denen allerdings auch Nauplien berücksichtigt sind, schwanken zwischen 2 und 10 cm, im Mittel 5-6 cm. Der hier gefundene Organismenabstand bei optimalen Bedingungen liegt mit etwa 1,7 cm noch deutlich niedriger. Nimmt man ROSENTHALs Ergebnissen entsprechend für die untersuchten Larvengrößen im Mittel ein Blickfeld von etwa 4 cm^2 an, so treffen die schwimmenden Larven bei der ermittelten optimalen Nahrungskonzentration im Durchschnitt etwa alle 10-15 mm auf ein Beuteobjekt; eine Strecke, die sie nach ROSENTHAL in etwa 1 sec zurücklegen können. Damit ist die grundlegende Voraussetzung für die angenommene Fixierungsschwierigkeit bei weiter steigendem Angebot gegeben.

3.5.2 Ergebnisse der Untersuchungsfahrt am 11./12.6.1969

3.5.2.1 Nahrungsmenge

Die 19 und 24 mm-Larven der Junifahrt entsprechen bei dem ermittelten Zuwachs von 5 mm etwa den beiden für den Maitermin genauer untersuchten Larvengruppen von 14 und 19 mm Länge. Eine Veränderung der Darminhalte ist außer der Größenzunahme wegen, insbesondere aufgrund des stark veränderten Planktonangebotes zu erwarten. Einen ersten Überblick und Vergleich mit den Ergebnissen vom 28.5. (Tab. 16) bietet die Zusammenstellung verschiedener Mittelwerte aus den Ergebnissen von 4 Stationen in der folgenden Tab. 18:

Tabelle 18

Larvengröße [mm]	19	19	19	24	24	24
Tiefe*)	o	u	gesamt	o	u	gesamt
unters. Larvenzahl	38	40	78	40	40	80
% Larven m. Nahrung	82,5	73,5	78,0	100	100	100
Organ.-Zahl pro 10 Larven	79,3	240	160	1462	1021	1242
mittl. Länge der Organismen [mm]	0,23	0,28	0,26	0,20	0,28	0,24
Futtermenge pro 10 Larven [µg]	13	41	27	87	261	174
mittl. Verdauungs- grad der Organismen [0-4]	3,3	3,3	3,3	3,6	3,6	3,6

*) o = oberer Fanghorizont; u = unterer Fanghorizont

Während bei 24 mm-Larven alle untersuchten Därme Nahrung enthielten, lag der Prozentsatz Larven mit Nahrung bei der 19 mm-Gruppe niedriger als im Mai. Dagegen ergab sich für diese Längengruppe im Mittel aus beiden Tiefenstufen jetzt eine fast doppelt so hohe Organismenzahl wie vorher, bei zahlenmäßig ungefähr gleichem Planktonangebot. In der geringen durchschnittlichen Organismengröße und der niedrigen Futtermenge pro 10 Larven zu diesem Zeitpunkt spiegelt sich deutlich die beschriebene Planktonsituation, ebenso im Unterschied der Futtermenge zwischen den Tiefenstufen. Die Verdauung der Darminhalte erwies sich für beide Termine im Mittel als sehr weit fortgeschritten, abgesehen von den bei der Futtermenge nicht berücksichtigten schwer oder gar nicht verdaubaren Copepoden-Eiern und Mollusken-Larven.

3.5.2.2 Nahrungszusammensetzung

Die Zusammensetzung der Nahrung aus einzelnen Organismengruppen geben die Tabellen 10 und 20 anhand der Individuenzahl und der Biomasse verdaubarer Nährtiere (Futtermenge) pro 10 Larven wieder. Alle im Plankton vertretenen Gruppen konnten in den Därmen wiedergefunden werden. Nur gelegentlich aufge-

nommene und somit für die Ernährung der Larven bedeutungslose Phytoplanktonzellen und Pollenkörner wurden in den Tabellen nicht mit aufgeführt. Dies gilt auch für undefinierbare Partikel, die offenbar bereits als Detritus aufgenommen wurden, da sie in gleicher Form in den Planktonproben erschienen. Die Angaben für Polychaetenlarven beruhen nur auf frischen oder wenig verdauten Tieren und stellen somit eine Unterschätzung dar. Völlig verdaute, ineinander verfilzte Borstenreste traten zwar auf, ließen sich aber nicht mehr einzelnen Individuen zuordnen. Da außerdem gleiche Borstenreste im Plankton nicht selten waren, bliebe auch bei grober mengenmäßiger Abschätzung fraglich, ob sie nicht als Detritus-Partikel aufgenommen wurden. Bei den folgenden Betrachtungen bleiben daher die Polychaeten unberücksichtigt.

Tab. 19 zeigt, daß für beide Größengruppen der Heringslarven Nauplien und Molluskenlarven im Mittel über alle Stationen den größten Anteil an der Gesamtorganismenzahl stellen; wenn auch die Mollusken auf den mittleren und vorwiegend äußeren Schleibereich beschränkt bleiben. In der Innenschlei spielen auch die Rotatorien zahlenmäßig eine wichtige Rolle. Die adulten Copepoden werden zwar nur im inneren bis mittleren Abschnitt in relativ geringer Zahl aufgenommen, stellen aber im Durchschnitt den höchsten Anteil der Biomasse verdaubarer Organismen (Tab. 20). Außen, auf Stat. 2, setzt sich der Darminhalt fast ausschließlich aus Mollusken zusammen. Somit haben die Larven hier nur eine äußerst geringe Menge verwertbarer Nahrung aufgenommen.

Diese regionalen Unterschiede in der Nahrungszusammensetzung sowie die größere Futtermenge in den Larvendärmen aus den tieferen Horizonten auf jeder Station entsprechen sehr gut den Veränderungen im Planktonangebot. Überraschend hoch liegt allerdings die Zahl der Mollusken in 10 Larvendärmen auf Stat. 2, denn Nauplien wurden bei ungefähr zehnfache Konzentration im Plankton auf Stat. 8 (vgl. Tab. 12) weniger zahlreich aufgenommen.

Tabelle 19 : Zusammensetzung der Nahrung von Heringslarven in der Schlei am 11/12. 6. 1969

Organismenzahl pro 10 Larven

Larvengröße	19 mm											24 mm											Mittel
	Station											Mittel											
	8	8	6	6	2,0	0,2	4	4	2	2	0,2	8	0,8	0,2	6	6	4	4	2	2	0,2	4,0	
Fangtiefe (m) ca.	0,2	0,8	0,2	0,2	0,2	0,2	0,2	0,2	0,2	4,0		0,2	0,8	0,2	2,0	2,0	0,2	2,0	0,2	0,2	4,0		
calanoid Copepoden	15	10	1	19								10	69	10	142			5				29,5	
Eurytemora ♀ ♂	9	18	1	18								18	113	12	98	6		6				31,6	
Sonstige										1								2				0,3	
Copepodite		1	2	4	4	4	9	1				3	2	92	242	89	157	6	3			74,3	
sonstige Copepoden	1				2					2		26	4	1	3	12	11	5	22			10,5	
Copepodennauplien	40	327	17	20	12	6	17	3				511	378	256	38	97	105	15	44			180,5	
Cirripiediernauplien			1										1		5	2	2	4				1,8	
Cladoceren (Podon)		6										4	4									1,0	
Polychätenlarven																						(1,8)	
Rotatorien																							
Brachionus	25	44										184	76									32,5	
Filina	4	10	3	1								16	201									27,1	
Keratella	1	1										2	2	2					1			0,9	
Molluskenlarven																							
Gastropoden			2		15	1,8	53	84						5	3	111	146	216	190			83,9	
Bivalvier					1	0,9	88	371						3		39	39	4080	1942			762,9	
Tintinnen													2					7	19			3,5	
S u m m e	95	417	27	62	36	18	159	461				774	852	381	526	362	481	4333	2226			1242	

Tabelle 20 : Zusammensetzung der Nahrung von Heringslarven in der Schlei am 11/12. 6. 1969

Futtermenge pro 10 Larven (Biomasse der Nahrung in μ g Trockengewicht)

Larvengröße	19 mm											24 mm										
	Mittel											Mittel										
	8	8	6	6	4	4	2	2	2	2	2	8	8	6	6	4	4	2	2	2	2	
Station																						
Fangtiefe (m) ca.	0,2	0,8	0,2	2,0	0,2	2,0	0,2	2,0	0,2	4,0		0,2	0,8	0,2	2,0	0,2	2,0	0,2	0,2	4,0		
calanoide Copepoden																						
Eurytemora ♀	15,5	11,2	2,3	34,2								7,9	18,7	17,8	264,2		9,1				54,5	
♂	8,6	16,7	1,6									7,1	31,4	20,2	164,5	12,1	11,8				50,8	
Sonstige (adult)																	10,6				1,3	
Copepodite		0,1	0,7	1,5	0,9	7,7	0,4			3,5	0,4	1,4	1,2	18,1	62,6	47,7	81,5	1,2	1,7		26,8	
sonstige Copepoden	1,1			1,1						0,8	0,4	17,6	3,4	0,6	1,6	10,1	4,3	2,7	6,5		5,8	
Copepodennauplien	4,7	38,0	2,0	2,3	1,4	1,1	3,1			0,5	6,6	59,5	44,0	29,8	4,4	11,3	12,2	2,7	5,3		21,2	
Cirripiediernauplien			0,3							-	-		0,1			0,6	0,5	0,6	0,9		0,3	
Cladoceren (Podon)		5,6								0,7	0,7	4,4	4,4								1,1	
Polychätenlarven					0,2					-	-					0,2	0,6	0,2	0,1		0,1	
Rotatorien																						
Brachionus	5,0	8,9								1,7	1,7	36,8	15,2								6,5	
Filina	0,8	2,0	0,6	0,2						0,5	0,5	3,2	40,2								5,4	
S u m m e	35,6	82,5	7,4	67,7	3,6	8,8	3,5	4,8	26,7			172,8	400,4	86,5	497,3	82,1	130,7	7,4	14,3		173,9	

3.5.2.3 Nahrungsauswahl

Ein genaueres Bild über die unterschiedlich starke Selektion verschiedener Beuteobjekte durch die Heringslarven läßt sich anhand eines Vergleiches der prozentualen Häufigkeiten wichtiger Organismengruppen im Darm und im Plankton erhalten. Abb. 35 stellt die Mittelwerte aus dem oberen und unteren Fanghorizont für beide Larvengrößen zusammen mit dem entsprechenden Wert für das Plankton dar. Zwischen den 19 und 24 mm-Larven ergibt sich hier in bezug auf die Auswahl bestimmter Beutegruppen kein eindeutiger Unterschied. Wie bereits die Ergebnisse für den Maitermin zeigten, sind Nauplien zu einem geringeren Anteil im Darminhalt vertreten als im Plankton, während Copepodite und adulte Copepoden besonders stark bevorzugt werden. Von den Rotatorien nehmen die Larven die Gattung Brachionus intensiver auf als Filina (Stat. 8); bei den Mollusken werden die Gastropoden stärker bevorzugt (Stat. 2 und 4).

Der prozentuale Anteil einer Organismengruppe an der Gesamtzahl stellt nun kein absolutes Maß für ihre Selektion dar, sondern ist abhängig von der übrigen Zusammensetzung aus mehr oder weniger bevorzugten Beuteobjekten. Somit lassen sich die Häufigkeitswerte von verschiedenen Stationen mit einer so unterschiedlichen Planktonzusammensetzung, wie sie während der Junifahrt vorlag, nicht direkt miteinander vergleichen. Da auf keiner Station alle Organismengruppen gleichzeitig genügend häufig vertreten waren, kann eine vollständige Rangfolge bezüglich der Selektion nur aufgrund der Rangstellung wichtiger Gruppen auf den einzelnen Stationen zusammengestellt werden:

Am stärksten bevorzugen die Heringslarven offensichtlich adulte Copepoden (Stat. 6 und 8). An zweiter Stelle rangieren auf Stat. 8 die Rotatoriengattung Brachionus und auf Stat. 6 die Copepodite. Ihnen folgen die Nauplien und die Rotatorien-gattung Filina (Stat. 6 und 8). Die stärkere Bevorzugung von Filina auf Stat. 6 bleibt wegen der geringen Häufigkeit unsicher. Da auf Stat. 4 die Gastropoden deutlich gegenüber den Nauplien bevorzugt werden, aber hinter den Copepoditen zurückstehen, kommt ihnen - eventuell mit Filina zusammen -

Gesamt-Organismenzahl / m³

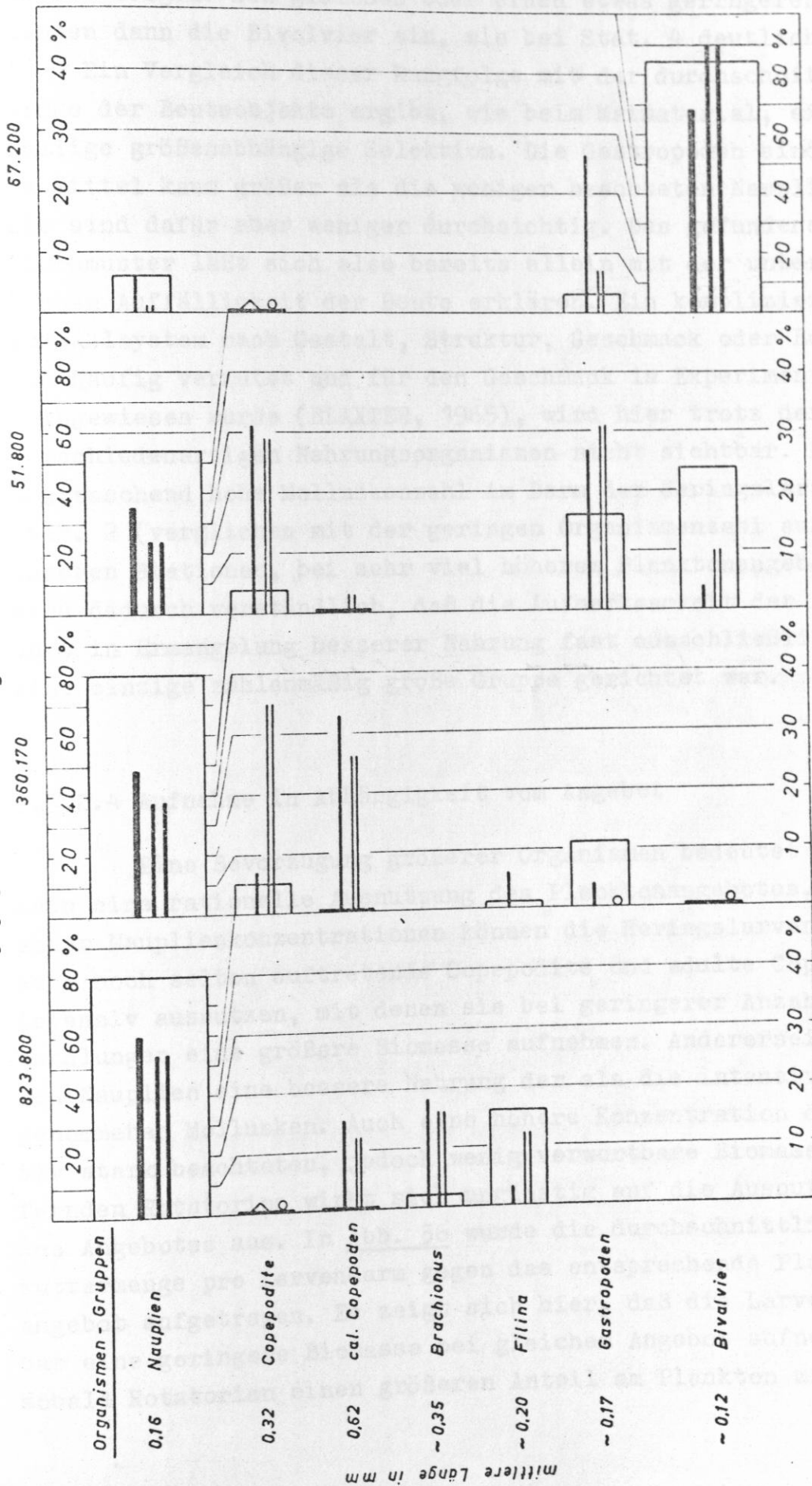


Abb. 35: Relative Häufigkeit der wichtigsten Organismengruppen im Plankton und im Darm von Heringslarven aus der Schleie am 11/12.6.1969. (Ohne Berücksichtigung von Polychätenlarven u. Phytoplankton)

der dritte Platz zu, während die Nauplien erst an vierter Stelle folgen. Den gleichen oder einen etwas geringeren Rang nehmen dann die Bivalvier ein, wie bei Stat. 4 deutlich wird.

Ein Vergleich dieser Rangfolge mit der durchschnittlichen Größe der Beuteobjekte ergibt, wie beim Maimaterial, eine auffällige größenabhängige Selektion. Die Gastropoden sind zwar im Mittel kaum größer als die weniger beachteten Nauplien, sie sind dafür aber weniger durchsichtig. Das gefundene Selektionsmuster läßt sich also bereits allein mit der unterschiedlichen Auffälligkeit der Beute erklären. Ein komplizierteres Auswahlssystem nach Gestalt, Struktur, Geschmack oder Bewegung, wie häufig vermutet und für den Geschmack im Experiment auch nachgewiesen wurde (BLAXTER, 1965), wird hier trotz der sehr verschiedenartigen Nahrungsorganismen nicht sichtbar. Die überraschend hohe Molluskenzahl im Darm der Heringslarven von Stat. 2 (verglichen mit der geringen Organismenzahl auf den inneren Stationen, bei sehr viel höherem Planktonangebot), wird dadurch verständlich, daß die Aufmerksamkeit der Larven dort in Ermangelung besserer Nahrung fast ausschließlich auf eine einzige zahlenmäßig große Gruppe gerichtet war.

3.5.2.4 Aufnahme in Abhängigkeit vom Angebot

Eine Bevorzugung größerer Organismen bedeutet allgemein eine rationelle Ausnutzung des Planktonangebotes. Trotz hoher Nauplienkonzentrationen können die Heringslarven z. B. auch noch selten auftretende Copepodite und adulte Copepoden intensiv ausnutzen, mit denen sie bei geringerer Anzahl Beutehandlungen eine größere Biomasse aufnehmen. Andererseits stellen Nauplien eine bessere Nahrung dar als die intensiver aufgenommenen Mollusken. Auch eine höhere Konzentration der relativ stark beachteten, jedoch wenig verwertbare Biomasse liefernden Rotatorien wirkt sich ungünstig auf die Ausnutzung des Angebotes aus. In Abb. 36 wurde die durchschnittliche Futtermenge pro Larvendarm gegen das entsprechende Planktonangebot aufgetragen. Es zeigt sich hier, daß die Larven offenbar eine geringere Biomasse bei gleichem Angebot aufnehmen, sobald Rotatorien einen größeren Anteil am Plankton mit rela-

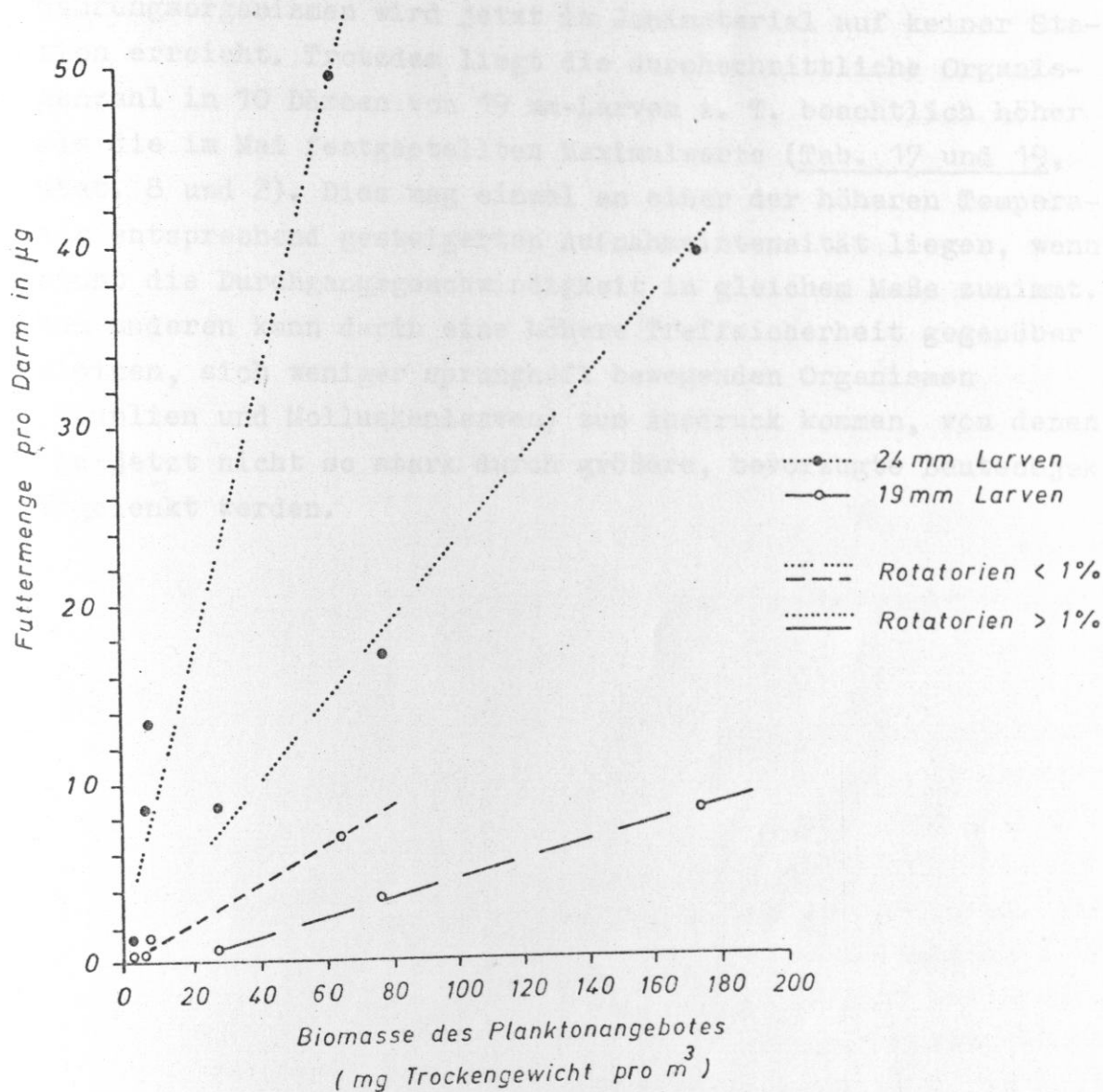


Abb. 36: Einfluß der Nahrungszusammensetzung auf die Ausnutzung des Angebotes durch Heringslarven. (Schlei, 11/12.6.1969; Futtermenge = Biomasse der Beutetiere in µg Trockengewicht)

tiv wenig Copepoden ausmachen. Bei Planktonangeboten mit einem Rotatorienanteil unter 1 % fügen sich die für 19 mm-Larven gefundenen Werte recht gut in die für den Maitermin dargestellte Abhängigkeit ein (vgl. Abb. 34).

Die im Mai gefundene optimale Konzentration relevanter Nahrungsorganismen wird jetzt im Junimaterial auf keiner Station erreicht. Trotzdem liegt die durchschnittliche Organismenzahl in 10 Därmen von 19 mm-Larven z. T. beachtlich höher als die im Mai festgestellten Maximalwerte (Tab. 17 und 19, Stat. 8 und 2). Dies mag einmal an einer der höheren Temperatur entsprechend gesteigerten Aufnahmeintensität liegen, wenn nicht die Durchgangsgeschwindigkeit in gleichem Maße zunimmt. Zum anderen kann darin eine höhere Treffsicherheit gegenüber kleinen, sich weniger sprunghaft bewegenden Organismen (Nauplien und Molluskenlarven) zum Ausdruck kommen, von denen sie jetzt nicht so stark durch größere, bevorzugte Beuteobjekte abgelenkt werden.

4. Zur Kondition der Heringslarven

Als Ausdruck der physiologischen Kondition von Heringslarven und anderer Fischlarven wird allgemein der Quotient aus dem Trockengewicht und dem Kubus der Länge ("Condition factor") benutzt (z.B. SHELBOURNE, 1957; HEMPEL & BLAXTER, 1963; BLAXTER, 1968). Inwieweit dieser "C.f." ein brauchbares Maß für den Ernährungszustand der Larven darstellt, ist unsicher. Es liegen widersprüchliche Ergebnisse sowohl zur Korrelation mit der Überlebensfähigkeit als auch mit den Aufwuchsbedingungen vor. SHELBOURNE (1957) konnte zwar für Schollenlarven in der Nordsee durch Vergleich zweier Gebiete mit unterschiedlicher Planktonkonzentration einen Zusammenhang zwischen Intensität der Nahrungsaufnahme, der Kondition und dem Nahrungsangebot aufzeigen. Dagegen fand BLAXTER (1968) eine unerwartet negative Korrelation des C.f. von Heringslarven mit dem Angebot relevanter Nahrung im Clyde. Die höchste Rekrutenzahl ergab allerdings gerade der Jahrgang mit den höchsten Konditionsfaktoren für Larven bis zu 16 mm. VILELA & ZIJLSTRA (1968) konnten wiederum anhand ihrer Ergebnisse aus sieben Jahren für die zentrale Nordsee keinen Zusammenhang zwischen der Larvenkondition und der folgenden Jahrgangsstärke finden.

Die Konditionsfaktoren aus den vorliegenden Untersuchungen an Larven der Nordsee und der Schlei sind in Abb. 37 gegen die Standardlänge der fixierten Tiere aufgetragen. Anhang II gibt außerdem die Zahl der untersuchten Larven an und für die Schlei eine Aufschlüsselung der Werte nach einzelnen Stationen. Wie in Kap. 3.1.2 beschrieben, wurden die Larven im Gegensatz zu Untersuchungen anderer Autoren ohne Darm gewogen. Der prozentuale Anteil des Darmes (mit Inhalt) am Gesamttrockengewicht der Larven lag bei Testwägungen zwischen 2 und 12 %, im Mittel bei 7,5 % (Anhang II). In Anbetracht der großen Variabilität der Konditionsfaktoren (vgl. z.B. HEMPEL & BLAXTER, 1963; BLAXTER, 1968 und VILELA & ZIJLSTRA, 1968) ist diese Abweichung bei direktem Vergleich mit den anderen Literaturangaben unerheblich.

Bei Schleilarven aus den Maifängen liegt der Konditionsfaktor für oberflächennahe Larven von 19-20 mm Länge höher als für tiefer stehende Tiere gleicher Größe. Dieser Unterschied

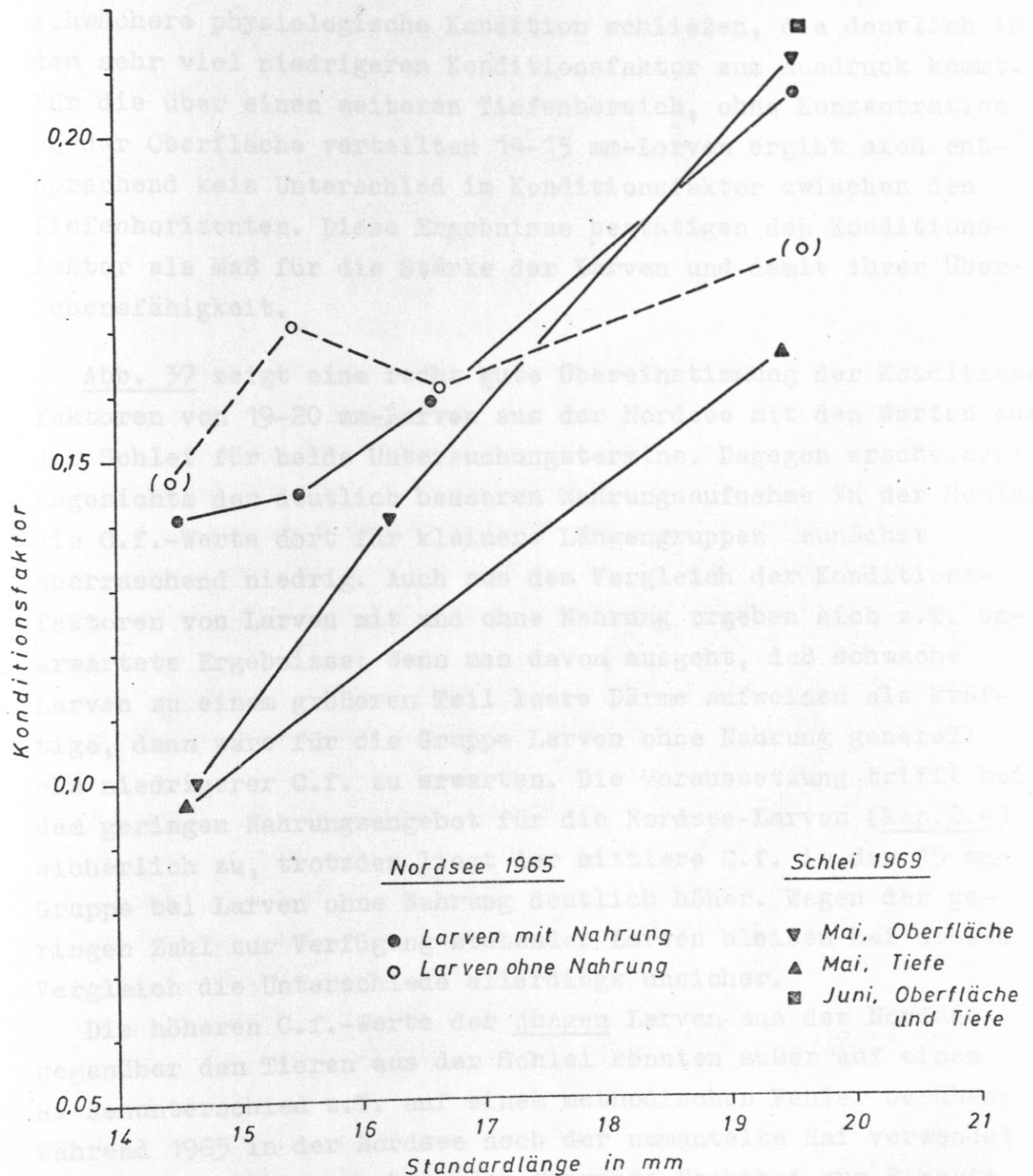


Abb. 37: Konditionsfaktoren für Larven aus Nordsee und Schlei.

zwischen dem höchsten und tiefsten Fanghorizont ist statistisch hoch signifikant. Das stark oberflächenpositive Verhalten der großen Larven während der Maiuntersuchung (vgl. Abb. 17 und 19) läßt bei tiefer stehenden Individuen dieser Größe auf eine schwächere physiologische Kondition schließen, die deutlich in dem sehr viel niedrigeren Konditionsfaktor zum Ausdruck kommt. Für die über einen weiteren Tiefenbereich, ohne Konzentration an der Oberfläche verteilten 14-15 mm-Larven ergibt sich entsprechend kein Unterschied im Konditionsfaktor zwischen den Tiefenhorizonten. Diese Ergebnisse bestätigen den Konditionsfaktor als Maß für die Stärke der Larven und damit ihrer Überlebensfähigkeit.

Abb. 37 zeigt eine recht gute Übereinstimmung der Konditionsfaktoren von 19-20 mm-Larven aus der Nordsee mit den Werten aus der Schlei für beide Untersuchungstermine. Dagegen erscheinen angesichts der deutlich besseren Nahrungsaufnahme in der Schlei die C.f.-Werte dort für kleinere Längengruppen zunächst überraschend niedrig. Auch aus dem Vergleich der Konditionsfaktoren von Larven mit und ohne Nahrung ergeben sich z.T. unerwartete Ergebnisse: Wenn man davon ausgeht, daß schwache Larven zu einem größeren Teil leere Därme aufweisen als kräftige, dann wäre für die Gruppe Larven ohne Nahrung generell ein niedrigerer C.f. zu erwarten. Die Voraussetzung trifft bei dem geringen Nahrungsangebot für die Nordsee-Larven (Kap.2.4) sicherlich zu, trotzdem liegt der mittlere C.f. in der 15 mm-Gruppe bei Larven ohne Nahrung deutlich höher. Wegen der geringen Zahl zur Verfügung stehender Larven bleiben bei diesem Vergleich die Unterschiede allerdings unsicher.

Die höheren C.f.-Werte der jungen Larven aus der Nordsee gegenüber den Tieren aus der Schlei könnten außer auf einem Rassenunterschied z.T. auf einem methodischen Fehler beruhen: Während 1965 in der Nordsee noch der ummantelte Hai verwendet wurde, kam 1969 der schonender fangende Nackthai zum Einsatz (vgl. BLENDERMANN, 1969). Außerdem waren die Schleppzeiten in der Schlei sehr viel kürzer, so daß fast alle Larven unverletzt blieben. In den Nordseefängen war die Zahl der beschädigten Tiere dagegen besonders in den kleineren Längengruppen recht hoch. Wie auch bei BLAXTER (1968) und VILELA & ZIJLSTRA

(1968) wurden diese Larven, bei denen meist die Augen fehlten, nicht für Gewichtsbestimmungen benutzt. Falls aber schwache Larven zu einem größeren Teil beschädigt werden als kräftige, würde diese notwendige Auswahl zu einer Überschätzung der mittleren Kondition, insbesondere der kleineren Larven führen. Damit könnten auch die Ergebnisse aus dem Vergleich der Larvengruppen mit und ohne Nahrung verständlich werden: Bei einem größeren Anteil schwächerer und daher häufig zerstörter Larven in der Gruppe ohne Nahrung würde der C.f. in dieser Gruppe stärker überschätzt, so daß er nicht notwendig unter dem der durchschnittlich kräftigeren Larven in der Gruppe mit Nahrung zu liegen brauchte. Das Ergebnis wäre vielmehr abhängig vom unterschiedlichen Grad der Auslese durch mechanische Beschädigung im Vergleich zum realen mittleren Konditionsunterschied zwischen den beiden Gruppen.

Aufgrund der möglichen Rassenunterschiede und methodischen Fehler bietet also ein Vergleich der vorliegenden C.f.-Werte für Larven aus Nordsee und Schlei keine Möglichkeit, den Konditionsfaktor als Maß für die Ernährungssituation zu prüfen.

Es ist wenig wahrscheinlich, daß der allgemein als Konditionsfaktor bezeichnete Längengewichtskoeffizient einer einzelnen Larve kein Maß für deren Ernährungszustand darstellt, zumal auch die Ergebnisse für größere Larven aus der Schlei (s.o.) auf einen positiven Zusammenhang dieses Faktors mit der tatsächlichen Kondition hinweisen. Ebenso berechtigt erscheint dann zunächst die häufig gemachte Annahme, daß auch der mittlere C.f. einer Population als Maß für die Ernährungssituation gelten kann; jedoch sind theoretisch auch andere Zusammenhänge möglich, die den bisherigen Beobachtungen besser gerecht werden. So könnte man die folgende These aufstellen:

Nur innerhalb einer Population und Längengruppe ist der C.f. der einzelnen Larven ein Maß für deren physiologische Kondition. Zwischen Populationen mit unterschiedlichen Ernährungsbedingungen dagegen kann der mittlere C.f. nicht mehr als Maß der mittleren Kondition dienen, da bei Nahrungsmangel die Sterblichkeit der schwachen Larven so groß sein kann, daß der mittlere C.f. der wenigen Überlebenden höher liegt als bei gut ernährten Populationen.

Dieser These entsprechen die von BLAXTER (1968) gefundenen negativen Korrelationen zwischen Konditionsfaktoren und Ernährungsbedingungen. Auch der von BLAXTER & HEMPEL (1963) hervorgehobene, bei dem geringen Nahrungsangebot im Januar unerwartet hohe C.f. von Heringslarven in der südlichen Nordsee könnte auf diese Weise verständlich werden. BLAXTER (1968) stellte fest, daß die Kondition in See gefangener Larven (Clyde) über 12 mm Länge niedriger lag als bei verhungerten Larven aus Zuchtexperimenten. Statt der von ihm vermuteten veränderten Wachstumscharakteristik im Aquarium wäre auch hier eine starke, z.B. durch Konkurrenz bedingte selektive Sterblichkeit schwacher Larven denkbar. Für Hungerexperimente wurden nur gut entwickelte Larven ("well established") verwendet. Schließlich unterstützt auch der geringere C.f. kleiner Larven aus der Schlei gegenüber der Nordsee die oben angeführte These. Die Verringerung der Unterschiede im mittleren Konditionsfaktor mit zunehmender Larvengröße (Abb. 37) könnte dabei auf eine allmählich abnehmende Bedeutung der selektiven Sterblichkeit schwacher Larven hinweisen.

Bei einem doppelten, jeweils entgegengesetzt wirkenden Einfluß der Ernährungsbedingungen auf den mittleren C.f. in einer Population - einerseits direkt über die Kondition der einzelnen Larven, andererseits indirekt über die selektive Sterblichkeit schwacher Larven - ist ein einfacher Zusammenhang zwischen dem mittleren C.f. der Larven und der endgültigen Jahrgangsstärke, der von verschiedenen Autoren untersucht wurde, nicht unbedingt zu erwarten. Die mittlere Kondition allein kann ebensowenig wie nur die Gesamt-Larvenzahl ein Maß für die daraus hervorgehende Jahrgangsstärke sein (jedenfalls für den meist untersuchten Längenbereich bis wenig über 20 mm). Entscheidend ist vielmehr die Anzahl Larven mit einer für die Ernährungsbedingungen genügend hohen Kondition.

5. Schlußbetrachtung

Da bei den Nordsee-Untersuchungen keine Parallelfänge auf die Nährtiere der Heringslarven unternommen wurden, lassen sich Unterschiede zum Nahrungsangebot in der Schlei nicht im einzelnen erfassen. Allgemein ist jedoch der bedeutend höhere Planktonreichtum in der Schlei bekannt. So war also einerseits der sehr viel höhere Prozentsatz Larven mit Nahrung und stärkere Füllungsgrad der einzelnen Därme in der Schlei (Kap. 2.3) gegenüber den niedrigen Werten aus der Nordsee (Kap. 3.5) zu erwarten. Andererseits zeichnet sich die nahrungsreiche Förde auch durch eine unvergleichlich höhere Larvenzahl pro m^3 Wasser aus. Die höchste Konzentration wurde auf Stat. 5 im 0-8 cm-Horizont mit 520 Larven pro m^3 im Mai angetroffen. Pro Larve stand in diesem Fall also nur die Nahrungsmenge aus etwa zwei Litern Wasser zur Verfügung. Nimmt man - entsprechend der relativ gleichmäßigen Planktonverteilung (Kap. 3.4) - in diesem Tiefenbereich die gleiche Nahrungskonzentration wie etwa 50 cm tiefer an, dann enthielten zwei Liter Wasser hier etwa 600 Beutetiere geeigneter Größe von zusammen ca. 0,1 mg Biomasse (Trockengewicht). Diese Menge reichte offenbar aus, eine unmittelbare Konkurrenz zwischen den Larven zu vermeiden, wie aus den gut gefüllten Därmen hervorgeht. (Die Larven aus diesem Horizont wurden zwar nicht im einzelnen untersucht, ließen aber aufgrund der rötlich durchscheinenden Copepoden ohne weiteres den hohen Füllungsgrad der Därme erkennen.)

Wie in den vorliegenden Planktonuntersuchungen aus dem Jahr 1969, so fand auch LENZ (1970) im Jahr 1966 ein deutliches Minimum in der gesamten Zooplanktonmenge Anfang Juni. Es wäre interessant zu prüfen, ob es sich hier um eine generelle Erscheinung handelt, wie weit dies auf eine Zehrung durch Heringslarven zurückzuführen ist, und wie sich diese Zeit relativ ungünstiger Nahrungsbedingungen auf die Entwicklung der Larvenpopulation auswirkt.

Ein vollständiges Bild über die Schlei als Aufwuchsgebiet für Heringslarven läßt sich also erst aufgrund umfangreicher, die Planktonproduktion berücksichtigender Untersuchungen in kurzen Zeitintervallen während der gesamten Aufwuchsperiode

der Larven gewinnen. Die beiden Momentaufnahmen zeigen aber bereits, daß auch in diesem allgemein sehr nahrungsreichen Gewässer durchaus nicht immer optimale Bedingungen für die Heringslarven herrschen, zumal sich anscheinend eine zu hohe Planktondichte ebenfalls ungünstig auf die Larvenernährung auswirken kann (vgl. Kap. 3.5.1.3).

Im Untersuchungsgebiet der Nordsee ist für den Beobachtungszeitraum weder eine bedeutende Zehrung des Planktons durch Heringslarven noch eine Konkurrenz zwischen den Individuen der Larvenpopulation anzunehmen; hier jedoch nicht aufgrund ausreichender Nahrung, sondern wegen der wesentlich geringeren Individuendichte. Maximal wurden 220 Larven in einem Horizontal-Hol gefangen, bei etwa 100 m^3 filtrierter Wassermenge. Im Mittel stand jeder Larve also etwa 440 Liter konkurrenzfreier Raum zur Verfügung. Da sie entsprechend den Angaben von BLAXTER (1966) täglich nur etwa 20 l absuchen können, dürfte kaum eine bedeutende Konkurrenz vorgelegen haben. Auch bei der von ROSENTHAL & HEMPEL (1970) angegebenen Suchleistung von 40-100 Liter pro Tag wäre eine gegenseitige Beeinflussung nur bei sehr unregelmäßiger Verteilung der Larven möglich.

Zur Beurteilung der Ernährungssituation dieser Larven wurde der Versuch unternommen, im Sinne der Forderungen von HENTSCHEL (1950) nicht nur ein Zustandsbild über den Darminhalt sondern den zeitlichen Ablauf der Nahrungsaufnahme zu erfassen und dann die Aufnahmerate mit dem Bedarf zu vergleichen. Trotz einiger günstiger Umstände, die eine Auswertung des Materials in dieser Weise ermöglichten (vgl. Kap.2 Einf.), ließen eine Reihe von Schwierigkeiten, die in den jeweiligen Kapiteln aufgeführt wurden, nur eine grobe Abschätzung zu. In erster Linie ist hier die begrenzte Anzahl Larven einer Größengruppe zu nennen, die besonders durch den hohen Prozentsatz leerer Därme zu unsicheren Angaben über den mittleren Darminhalt in einzelnen Zeitgruppen führen. Für jede Zeitgruppe die genügende Larvenzahl zu erhalten, erfordert aber - wenn nicht besonders große oder mehrere Geräte gleichzeitig eingesetzt werden können - einen sehr hohen Zeitaufwand. Damit wächst wiederum die Gefahr einer durch Verdriftung bedingten Veränderung in der befischten Larvenpopulation. Dies würde insbesondere die für den

Nahrungsbedarf gleichzeitig notwendigen Angaben über das Wachstum der Larven beeinträchtigen.

Der hier vorgelegte Versuch einer Abschätzung der Nahrungsbilanz für Heringslarven in See ging in allen Zweifelsfällen möglichst von einer für die Larven günstigen Annahme aus: Während Berechnungen für die Durchgangsgeschwindigkeit der Nahrung durch den Larvendarm und entsprechend für die Aufnahme-rate auf Überschätzungen beruhen, wurde der Nahrungsbedarf unterschätzt. Trotzdem lassen die Werte noch deutlich auf einen hohen Nahrungsmangel schließen.

CUSHING (1967) weist für die verschiedenen Laichgruppen von Heringen in der Nordsee darauf hin, daß sich die Brut zeitlich allgemein sehr günstig in der Folge der herbstlichen Phytoplanktonblüte entwickelt. Aufgrund der relativ genau festliegenden Laichzeiten sieht dieser Autor in der Variabilität der Planktonproduktionszyklen den entscheidenden Grund für die Jahrgangsschwankungen bei den Heringen. VILELA & ZIJLSTRA (1968) führen ebenfalls die Koinzidenz des herbstlichen Planktonmaximums mit dem Auftreten der Larven des Dogger-Herings an. Da sie keinen Zusammenhang zwischen dem Ernährungszustand, gemessen als Konditionsfaktor, und der Jahrgangsstärke finden, schließen sie auf ein allgemein ausreichendes Nahrungsangebot für Larven der Herbstlaicher in der Nordsee und vermuten, daß die Gründe für Jahrgangsschwankungen in den Aufwuchsbedingungen der Jungfische zu suchen sind.

Offenbar stellt aber der Konditionsfaktor allein kein Maß für den Ernährungszustand einer Larvenpopulation dar (Kap.4), und die vorliegenden Untersuchungsergebnisse für Larven des Bankherings lassen auf eine hohe, durch Nahrungsmangel bedingte Sterblichkeit während der Fangzeit schließen. Jährliche Unterschiede in den Ernährungsbedingungen könnten also durchaus die Schwankungen in den Jahrgangsstärken entscheidend bestimmen. Neben den von CUSHING angeführten zeitlichen Unterschieden in der Planktonentwicklung, gegenüber den relativ festliegenden Laichzeiten der Heringe, können dabei auch Veränderungen in der Verdriftung der Larven in nahrungsreiche Küstengewässer eine wichtige Rolle spielen (MIELCK, 1929).

Um die Größe und Bedeutung dieser möglichen Variabilitäten zu erkennen, sind mehrjährige Untersuchungen des Planktons und

der Larvenverbreitung notwendig. Die Ergebnisse aus der Schlei und der Nordsee zeigen, daß die Gesamtplanktonmenge keine ausreichende Grundlage zur Beurteilung der Ernährungssituation bietet. Sowohl die qualitative und quantitative Zusammensetzung als auch abiotische Faktoren (Licht, Temperatur) sind je nach Alter der Larven in unterschiedlicher Weise zu berücksichtigen.

Die in der Literatur bereits häufiger beachtete vertikale Einstellung der Larven verschiedener Größen in Abhängigkeit vom Licht und, wie sich in der Schlei zeigte, auch von der Temperatur, gewinnt eine Bedeutung für die Ernährung der Larven einmal durch eine eventuell gesteigerte Konkurrenz bei extremer Larvenkonzentration in einem engen Tiefenbereich und zum anderen dadurch, daß diese Tiefeneinstellung nicht unbedingt der Planktonverteilung bzw. der Sichtbarkeit der Beuteorganismen entsprechend günstig zu sein braucht (Kap. 2.3.3.2).

BAINBRIDGE & FORSYTH (1968) gehen bei ihrer Darstellung des Nahrungsangebotes für Heringslarven im Clyde bereits nicht mehr von der Organismenzahl aus, wie die meisten anderen Autoren, sondern sie berechneten die Biomasse der Beutetiere. Außerdem unterteilten sie das Angebot entsprechend dem von Larven unterschiedlichen Alters aufgenommenen Größenspektrum. Auf diese Weise wird die tatsächlich relevante Nahrungsmenge gekennzeichnet. Anhand des vorliegenden Vergleiches zwischen Aufnahme und Angebot (Kap. 3.5.2.4) wird deutlich, daß zusätzlich die Zusammensetzung aus mehr oder weniger bevorzugten Organismen die Nutzung des Angebotes beeinflusst. Wichtig erscheint hier z.B., daß der aufgenommene Größenbereich nicht nur nach oben, sondern - soweit anderes Futter vorhanden - auch nach unten begrenzt ist und daß die Aufnahmeintensität gegenüber einer bestimmten Beute bei gleicher Menge im Angebot von der übrigen Zusammensetzung des Planktons abhängt. Im Zusammenhang damit gewinnt die unterschiedliche Verwertbarkeit der verschiedenen Organismen eine besondere Bedeutung. Hier konnte nur anhand der unterschiedlichen Verdaubarkeit auf die z.T. ungünstige Wirkung der von der Größe bzw. Sichtbarkeit der Beute gesteuerten Selektion hingewiesen werden. Weitere Untersuchungen müßten sich im einzelnen mit dem unterschiedlichen Nährwert der Beuteorganismen beschäftigen.

6. Zusammenfassung

I Anhand einer kurzen Literaturübersicht wird auf die Mortalität früher Entwicklungsstadien des Herings und deren Bedeutung für die Populationsdynamik der Bestände hingewiesen. Als ein entscheidender Faktor bei der Ausbildung starker Schwankungen in den Jahrgangsstärken wird häufig die Ernährungssituation der Heringslarven angesehen.

In den bisherigen Arbeiten über die Nahrung von Heringslarven in See wurde der quantitative, dynamische Aspekt wenig berücksichtigt. Das gleiche gilt auch für eine ökologische Betrachtungsweise, aus der die Bedeutung der Planktonzusammensetzung sowie der Verhaltensweisen der Larven gegenüber abiotischen Faktoren erkennbar werden kann.

Untersucht wurde die Nahrung und Vertikalverteilung der Larven von Frühjahrslaichern der Kieler Bucht (Schlei-Hering) und Nordsee-Herbstlaichern (Bank-Hering) aus zwei sehr unterschiedlich nahrungsreichen Gebieten: nordwestliche Nordsee und Ostseeförde Schlei. Dabei zielen die Untersuchungen auch auf eine Beurteilung der Ernährungssituation, einmal durch Abschätzung der Nahrungsaufnahmerate und des Nahrungsbedarfs (Nordsee), zum anderen durch einen genauen Vergleich der Nahrungsaufnahme mit dem Angebot (Schlei).

II Das Nordseematerial wurde Ende September 1965 in der nordwestlichen Nordsee gesammelt. Als Fanggerät diente ein modifizierter Gulf III ("Hai) mit 400 μ Maschenweite.

Das Laichgebiet auf der Aberdeen-Bank ($56^{\circ}30' - 57^{\circ}20'N$, $00^{\circ}20' - 01^{\circ}50'W$) wurde zweimal im Abstand von 5 Tagen aufgenommen (Schräghols); auf einer 3tägigen Dauerstation wurden tags und nachts 3 Tiefenstufen (10, 30, 60 m) befischt (Horizontalhols).

Die Heringslarven aus der Schlei wurden an 3 Terminen (Ende April, Ende Mai, Anfang Juni 1969) auf 9 Stationen mit einem modifizierten Gulf V ("Nackthai") meist in zwei Tiefenhorizonten gefangen, Ende Mai außerdem mit einem Neuston-Netz nach

DAVID (1965). Die Maschenweite dieser Fangnetze betrug 300 μ . Mit einem Zusatznetz ("Baby-Hai", Maschenweite 55 μ) konnten gleichzeitig die Nährtiere der Larven erfaßt werden.

Gründe für die allgemeine Verwendung des "Hai" als quantitatives Fanggerät für Heringslarven werden angeführt und gleichzeitig Fehlermöglichkeiten aufgezeigt, die sich aus der Einsatzweise des Gerätes ergeben können. Eine gleichmäßige Befischung der gesamten Wassersäule erfordert beim Schräghol eine Kontrolle der Aufenthaltsdauer in den einzelnen Tiefenstufen an der jeweils filtrierte Wassermenge.

Konstruktion und Einsatzweise des "Baby-Hais" werden beschrieben und seine Eignung als quantitatives Fanggerät für die Nährtiere der Heringslarven sowie u.U. auch für die Heringslarven selbst begründet.

III Die Längenverteilung der Heringslarven zeigt für das Fanggebiet in der Nordsee zwei deutlich getrennte Laichschübe an.

In der Schlei gibt die Längenverteilung und deren zeitliche Veränderungen Auskunft über den Beginn des Laichens sowie über Veränderungen bezüglich der Lage des Laichplatzes.

Für die Schleilarven ergab sich sowohl aus der mittleren Längenzunahme als auch aus einer kurzzeitigen Verschiebung der maximalen Länge ein durchschnittliches Wachstum von etwa 0,35 mm pro Tag (vorwiegend Larven um 20 mm). Die durchschnittliche Zuwachsrate zwischen 7 und 30 mm Länge betrug maximal 0,5 mm pro Tag.

In der Nordsee lag das Wachstum sehr viel niedriger. Für die größten Larven (um 20 mm) ergab sich eine tägliche Zuwachsrate von etwa 0,17 mm. Die mittlere Längenzunahme für die Larven des ersten Laichschubes (> 11 mm) lag bei 0,23 mm pro Tag. Es wird angenommen, daß dieser Wert aufgrund selektiver Mortalität kleinerer Larven eine Überschätzung für das reale mittlere Wachstum darstellt.

IV Die Vertikalverteilung der Heringslarven ist je nach Alter in unterschiedlichem Maße vom Lichtangebot und der Temperaturverteilung abhängig. Größere Larven reagieren offenbar stärker auf diese Faktoren als kleinere. Eine Abhängigkeit der Tiefenstellung vom Nahrungsangebot war nicht festzustellen.

In der Nordsee standen die kleinen Larven (≤ 10 mm) allgemein höher als die größeren. Unter Voraussetzung von Literaturangaben wurde aus den Ergebnissen der Stufenfänge ein hypothetisches Bild über die tageszeitliche Veränderung in der Vertikalverteilung der Larven bei bedecktem Himmel entworfen.

In der Schlei zeigte sich am Tage bei sehr trübem Wetter eine extrem starke Konzentration der Larven (vorwiegend um 20 mm) in einem sehr engen Tiefenbereich (z.T. nur 20 cm) direkt unter der Wasseroberfläche und eine Abnahme der mittleren Larvenlänge mit der Tiefe. Bei hoher Lichtintensität lag eine gleichmäßigere Verteilung der Larven vor; dabei wurde eine negative Korrelation zwischen Larvengröße (im Bereich von 20 - 25 mm) und bevorzugter Temperatur (17 - 21° C) deutlich.

V Für Nahrungsuntersuchungen wurden aus der Nordsee Larven von 14 - 17 mm Länge, aus der Schlei vor allem von 14, 19 und 24 mm Länge verwendet.

Die Beuteorganismen in den Därmen der Larven wurden identifiziert, gezählt und gemessen, ihr Verdauungsgrad nach einer fünfstufigen Skala abgeschätzt. Die ursprüngliche Biomasse (Trockengewicht) wurde mit Hilfe der Längen-Gewichts-Beziehungen für Copepoden der Nordsee von ROBERTSON (1968) und eigener Gewichtsbestimmungen an formolfixierten Planktontieren aus der Schlei bestimmt.

Die Verdauung war im allgemeinen weit fortgeschritten. Beschaltete Molluskenlarven und Ölkugeln aus Copepoden von den untersuchten Larven konnten offenbar nicht oder nur sehr schwer verdaut werden.

Der Anteil Larven mit gefüllten Därmen lag in der Nordsee durchschnittlich nur bei etwa 50 %. In der Schlei enthielten dagegen fast alle untersuchten Larven Nahrung.

Die Nahrungszusammensetzung wurde sowohl hinsichtlich der Präsenz als auch der Individuen- und Gewichtsdominanz einzelner Organismengruppen untersucht.

In der Nordsee bestand die Nahrung der untersuchten Heringslarven aus Copepoden und deren Jugendstadien sowie aus Molluskenlarven. Copepoden-Nauplien, Acartia Copepodite, Bivalvierlarven und adulte Acartia zeigten in abnehmender Reihenfolge durchschnittlich die höchste Individuendominanz. Gewichtsmäßig spielten im Durchschnitt vor allem adulte Acartia und deren Copepoditstadien sowie die Gattungen Temora und Pseudocalanus eine Rolle; dabei sind Molluskenlarven wegen der geringen Verdaubarkeit nicht berücksichtigt.

Aus dem Vergleich von Individuendominanz und Präsenz wurde auf eine bevorzugte Aufnahme der größeren Organismen (Copepoditstadien und adulte Acartia) gegenüber den kleineren Nauplien und Bivalvierlarven geschlossen.

Unterschiede in der Nahrungszusammensetzung zwischen den beiden Aufnahmen in 5tägigem Abstand sowie zwischen Tageszeiten und Tiefenstufen auf der Dauerstation werden im einzelnen dargestellt (Kap. 2.3.3). Die Ergebnisse lassen darauf schließen, daß die Variationen vorwiegend durch das Nahrungsangebot bestimmt waren.

Veränderungen im Verdauungsgrad bestätigen die Annahme einer gesteigerten Nahrungsaufnahme in den Morgen- und Abendstunden.

In der Schlei nahmen die Heringslarven außer Copepoden und Molluskenlarven auch Cladoceren, Cirripedierlarven, Polychaetenlarven und Rotatorien auf, in geringer Zahl auch Tintinnen, Phytoplanktonzellen und Detrituspartikel.

Die Zahl der Beuteorganismen pro Darm nimmt mit der Larvengröße rasch zu, gleichzeitig steigt die mittlere Organismengröße deutlich an und somit wächst die Biomasse der Nahrung rapide.

Die Nahrungszusammensetzung bezüglich Präsenz sowie Individuen- und Gewichtsdominanz wird im einzelnen für die untersuchten Larvengrößen getrennt nach Aufnahmeterrain, Station und Tiefe dargestellt.

Ebenso liegt eine genaue Analyse der Planktonumgebung der untersuchten Larven vor. Die Konzentration der Individuen für die einzelnen Organismengruppen wurde aus Teilproben der Baby-Hai-Fänge bestimmt. Längen- und Trockengewichtsbestimmungen an den für die Larven verdaubaren Beutetieren stellen die Grundlage für Biomassenangaben beim Planktonangebot und Darminhalt dar.

Aus Vergleichen zwischen Planktonangebot und Darminhalt lassen sich bezüglich der Nahrungsaufnahme in Abhängigkeit vom Angebot folgende allgemeine Schlüsse ziehen:

- 1) Es werden alle Partikel geeigneter Größe gelegentlich aufgenommen.
- 2) Eine Auswahl war nur nach Größe bzw. Auffälligkeit der Beuteorganismen festzustellen.
- 3) Die Intensität, mit der eine bestimmte Beute aufgenommen wird, ist abhängig von der übrigen Zusammensetzung des Planktons.
- 4) Die relativ geringe Beachtung kleiner Beute auch bei sehr viel geringerem Angebot an bevorzugten Tieren, bewirkt eine günstige Nutzung dieses Angebotes.
- 5) Die Verschiebung des bevorzugten Größenbereiches mit zunehmender Larvenlänge führt zu einer Verringerung der Konkurrenz.
- 6) Das Auswahlverhalten kann sich u.U. auch ungünstig auf die Ausnutzung des Angebotes auswirken, wenn weniger gut verdaubare Organismen bevorzugt aufgenommen werden (z.B. Gastropodenlarven gegenüber Nauplien).
- 7) Es scheint eine optimale Konzentration des Angebotes zu geben, bei deren Überschreitung eine Verringerung der Nahrungsaufnahme erfolgt. Für 14-19 mm-Larven wurde hier eine maximale Aufnahme bei etwa 200 Beutetieren bevorzugter Größe pro Liter gefunden.

VI Die Ernährungssituation der Heringslarven war in der Schlei im April und Mai optimal. Ende Mai lag im innersten Teil der Schlei bereits ein zu hohes Angebot vor, während Anfang Juni das Angebot sehr gering und ungünstig war.

Für die Nordsee wurde die Ernährungssituation durch Vergleich von Nahrungsaufnahmerate und Nahrungsbedarf abgeschätzt:

Aus der nächtlichen Abnahme der Darmfüllungen wurde eine Maximalschätzung für die Durchgangsgeschwindigkeit der Nahrung gewonnen. Zusammen mit der täglichen Freßzeit und der mittleren

Darmfüllung am Tage ergab sich daraus eine maximale tägliche Aufnahmerate.

Aus Wachstum und Gewichtsbestimmungen sowie aus Literaturangaben über den Stoffwechselbedarf wurde der Mindestbedarf an Nahrung abgeschätzt.

Ein Vergleich der Werte weist auf einen erheblichen Nahrungsmangel für die untersuchten Larven.

Aufgrund experimenteller Daten zur Überlebensdauer verhungerner Heringslarven (BLAXTER, 1965) wird für die Population der untersuchten Larven eine Sterblichkeit von durchschnittlich 7 % pro Tag vermutet.

Der Konditionsfaktor (C.f.) von Larven um 15 mm liegt in der Nordsee höher als in der Schlei.

Ergebnisse aus der Schlei bestätigen den C.f. als relatives Maß für die physiologische Kondition der einzelnen Larven. Dagegen stellt der C.f. offenbar kein Maß für die Ernährungssituation einer Population dar.

Möglichkeiten und Schwierigkeiten bei der Erfassung der Ernährungsbedingungen während der Aufwuchsperiode der Heringslarven und die Bedeutung dieses Faktors für die Jahrgangsschwankungen im adulten Bestand werden kurz diskutiert.

7. Literaturverzeichnis

- ALTNÖDER, K. 1929: Untersuchungen an den Heringen der westlichen Ostsee und Bericht über die Untersuchungsfahrt zur Feststellung des Vorkommens von Herbstheringslarven in der Laichperiode 1927. Ber. Dtsch. Wiss. Komm. Meeresf., N.F. 4 (3) 125-198.
- ARNOLD, E. L. JR. 1959: The Gulf V Plankton Sampler. US Fish and Wildlife Service Circ. 62, 111-113.
- BAINBRIDGE, V. and FORSYTH, D. C. T. 1968: The feeding of herring larvae in the Clyde. ICES-Symposium on "The Biology of Early Stages and Recruitment Mechanisms of Herring", 1968, Doc. No. 18 (mimeo).
- BAXTER, I. G. 1968: Development rates and mortalities in Clyde herring eggs. ICES-Symposium on "The Biology of Early Stages and Recruitment Mechanisms of Herring" 1968, Doc. No. 26 (mimeo).
- BEVERTON, M. A. and HOLT, S. J. 1957: On the dynamics of exploited fish populations. Fisheries Investigations Ser. II Vol. XIX, 533 pp, London, Her Majesty's Stationary Office.
- BEVERTON, R. J. H. and TUNGATE, D. S. 1967: A Multi-Purpose Plankton Sampler. J. Cons. perm. int. Expl. Mer 31 (2), 145-157.
- BHATTACHARYYA, 1957: The food and feeding habits of larval and postlarval herring in the northern North Sea. Mar. Res. Scot. 3, 1-14.
- BJØRKE, H. 1968: The food of herring larvae of Norwegian spring spawners. ICES-Symposium on "The Biology of Early Stages and Recruitment Mechanisms of Herring", 1968, Doc. No. 5 (mimeo).

- BLAXTER, J. H. S. 1965: The feeding of herring larvae and their ecology in relation to feeding. Calif. coop. ocean. Fisch. Invest. Rep. Vol. 10, 79-88.
- BLAXTER, J. H. S. 1966: The effect of light intensity on the feeding ecology of herring. British Ecological Society Symp. No. 6 "Light as an ecological factor".
- BLAXTER, J. H. S. 1968: Feeding and condition of Clyde herring larvae. ICES-Symposium on "The Biology of Early Stages and Recruitment Mechanisms of Herring", 1968, Doc. No. 14 (mimeo).
- BLAXTER, J. H. S. und HEMPEL, G. 1961: Biologische Beobachtungen bei der Aufzucht von Heringsbrut. Helgol. Wiss. Meeresunters. 2, (5), 260-283.
- BLAXTER, J. H. S. and HEMPEL, G. 1963: The influence of egg size on herring larvae. J. Cons. perm. int. Expl. Mer 28, 211-240.
- BLAXTER, J. H. S. and HOLLIDAY, F. G. T. 1963: The Behaviour and Physiology of Herring and other Clupeids. Advances in Marine Biology Vol. 1 (1963) ed.: Russell. Academic Press London, New York.
- BLENDERMANN, W. 1969: Windkanalmessungen an einem Planktonnetz. Institut für Schiffbau der Universität Hamburg, Schrift Nr. 2152.
- BOECK, A. 1871: Om Silden og Sildefeskerierne navnlig om det Norske Vaarsildfiske, I. Christiania
- BOGOROV, B.G. 1934: Seasonal changes in biomass of Calanus finmarchicus in the Plymouth area. J. mar. biol. Ass. U. K., 19, 585-611.
- BOGOROV, B. G. and PREOBRAZHenskAYA, Ye. N. 1934: Weight characteristics of Barents Sea plankton. II Copepoda. Byull. VNIRO, 2.
- CHRAIG, R. E. and LAMAR, R. G. 1962: An underwater light intensity meter. Limnol. Oceanogr., 7, 259-61.

- BOWERS, A. B., WILLIAMSON, D. J. 1951: Food of larval and early postlarval stages of autumn-spawned herring in Manx-waters. Rep. Mar. Biol. Stat. pt. Erin 63, 17-26.
- BRANDHORST, W. 1955: Über Laichen und Aufwuchs des Frühjahrs-herings im Nord-Ostsee-Kanal unter besonderer Berücksichtigung seiner Hydrographie. Dissertation Kiel.
- BRANDT, K. 1898: Wiss. Meeresunters., Abt. Kiel, N.F. 3, 43-90
- BRIDGER, J. P. 1956: On day and night variation in catches of fish larvae. J. Cons. perm. int. Expl. Mer. 22, 42-57.
- BRIDGER, J. P. 1957: On efficiency tests made with modified Gulf III high speed townet. J. Cons. perm. int. Expl. Mer. 23, 357-65.
- BUCHHOLZ, H. 1952: Das Brackwasserzooplankton an der schleswig-holsteinischen Ostseeküste. Dissertation Kiel.
- BÜCKMANN, A. 1950: Die Untersuchungen der Biologischen Anstalt (Helgoland) über die Ökologie der Heringsbrut in der südlichen Nordsee I. Helgol. wiss. Meerunters. 3, 1-57.
- COLTON, J. B., HONEY, K. A. and TEMPEL, R. F. 1961: The effectiveness of sampling methods used to study the distribution of larval herring in the Gulf of Maine. J. Cons. perm. int. Expl. Mer. 26, 180-90.
- CORLETT, J. 1965: Winds, currents, plankton and year-class strength of cod in the western Barents Sea. Spec. Publ. int. Comm. Northw. Atlant. Fish No. 6, pp. 373-378.
- CHRAIG, R. E. and LAWRIE, R. G. 1962: An underwater light intensity meter. Limnol. Oceanogr., 7, 259-61.

- CUSHING, D. H. 1967: The grouping of herring populations.
J. mar. biol. Ass. U. K. 47, 193-208. *wot da*
- DAVID, P. M. 1965: The neuston net. A device for sampling
the surface fauna in the ocean. J. mar. biol. Ass.
U. K. 45, 313-320.
- DIETRICH, G. und KALLE, K. 1957: Allgemeine Meereskunde.
Gebrüder Borntraeger, Berlin.
- DRAGESUND, O. 1970a: Factors influencing year-class strength
of Norwegian spring spawning herring (*Cl. harengus*
LINNE) Fisk Dir. Skr. Ser. HavUnders., 15, 381-450.
- DRAGESUND, O. 1970b: Distribution, abundance and mortality
of young and adolescent Norwegian spring spawning
herring (*Clupea harengus* LINNE) in relation to
subsequent year-class strength. FiskDir. Skr. Ser.
HavUnders., 15, 451-556.
- DRAGESUND, O. and NAKKEN, O. 1970: Relationship of parent
stock size and year-class strength in Norwegian
spring spawning herring. Symposium on "Stock and
Recruitment", Doc. No. 20 ICES, FAO, ICNAF (mimeo).
- FARRAN, G. P. 1948: Copepoda, Calanoida (Centropages, Acartia,
Metridia). Fich. Ident. Zooplankton 11-14
J. Cons. perm. int. Expl. Mer.
- FARRAN, G. P. 1951: Copepoda, Calanoida. Fich. Ident. Zoo-
plankton 32-40 J. Cons. perm. int. Expl. Mer.
- FARRIS, D.A. 1960: The effect of three different types of
growth curves on estimates of larval fish survival.
J. Cons. perm. int. Explor. Mer, 25, 294-306.
- GALINKA, L. A. 1968: Survival of spawn of the Pacific herring
(*Clupea harengus pallasii* VAL.) depending on the
abundance of spawning stock. ICES-Symposium on:
"The Biology of Early Stages and Recruitment
Mechanisms of Herring", 1968, Doc. No. 2 (mimeo).

- GEHRINGER, J. W. 1952: High speed plankton sampler 2. All-metall pl, sampler Gulf III. Spec. sci. Rep. U.S. Fish wildl. Serv. Fish 88, 7-12.
- GIESBRECHT, W. und SCHMEIL, O. 1898: Copepoda: I, Gymnoplea. Das Tierreich, Berlin.
- GRAHAM, J. J. and DAVIS, C. W. 1968: Estimates of Mortality and Year Class Strength of Larval Herring in Western Maine, 1964-67. ICES-Symposium on: The Biology of Early Stages and Recruitment Mechanisms of Herring. Doc. No. 29 (mimeo).
- GULLAND, J. A. 1965: Survival of the youngest stages of fish, and its relation to year-class strength. Spec. Publ. int. Comm. Northw. Atlant. Fish No. 6 p.363-371.
- HARDY, A. C. 1924: The herring in relation to its animate environment. Part I The food and feeding habits of the herring with special reference to the east coast of England. Fish. Invest. Lond. Ser. II, 7, 53 pp No. 3.
- HARTMANN, J. und SCHNACK, D. 1969: Verteilung von Heringslarven und Plankton am 28.5.1969 in der Schlei: Absetzvolumen. Ber. Dt. Wiss. Komm. Meeresforsch. 20, (3/4), 288-296.
- HEMPEL, G. 1960: Untersuchungen über die Verbreitung der Heringslarven im Engl. Kanal und der südl. Nordsee im Jan. 1959. Helg. Wiss. Meer.unts. 7, 72-79.
- HEMPEL, G. 1963: On the causes of changes in recruitment. Rapp. Proc.-Verb. Cons. Expl. Mer. 154.
- HEMPEL, G. 1965: On the importance of larval survival for the population dynamics of marine food fish. California Cooperative Oceanic Fisheries Investigations Reports Volume X.
- HEMPEL, G. and BLAXTER, J. H. S. 1963: On the condition of herring larvae. Rapp. Proc.-Verb. Cons. Expl. Mer. 154, 35-40.

- HEMPEL, I. und HEMPEL, G. 1968: An estimate of mortality in herring eggs. ICES-Symposium on: The Biology of Early Stages and Recruitment Mechanisms of Herring. 1968 Doc. No. 32 (mimeo).
- HEMPEL, G. und SCHNACK, D. 1968: Larval abundance on Spawning Grounds of Banks and Downs Herring. Rapp. Proc.-Verb., J. Cons. perm. int. Expl. Mer 160.
- HENTSCHEL, E. 1950: Die Nahrung der Heringslarven. Helgol. Wiss. Meeresunters. 3, 59-81.
- HILL, H.W. and LEE, A.J. 1957: The effect of wind on water transport in the region of the Bear Island fishery. Proceedings of the Royal Society, B., Vol. 148, pp. 104-116.
- HJORT, J. 1926: Fluctuations in the year classes of important food fishes. J. Cons. perm. int. Expl. Mer. 1, 5-38.
- HÖGLUND, H. 1948: On the feeding habits of herring larvae and post-larvae. ICES C. M. 1948. Plankton Committee Reprint: Meddelande från Havsfiske-laboratoriet. Lysekil Nr. 55 1968.
- HOLLIDAY, F. G. T., BLAXTER, J. H. S. and LASKER, R. 1964: Oxygen uptake of developing eggs and larvae of the herring. J. mar. biol. Ass. U.K. 44, 711-23.
- HUXLEY, J. S. 1932: Problems of relative growth. London, Methuen and Co. pp. 276.
- IVLEV, V. S. 1960: On the utilization of food by planktophage fishes. Bull math. Biophys. 22, 371-389.
- IVLEV, V. S. 1961: Experimental ecology of the feeding of fishes. Moskau, engl. Übersetzung New Haven
- KAMSHILOV, M. M. 1951: Determination of the weight of Calanus finmarchicus (Gunnerus) on the basis of body length measurement. C. R. Rep. Acad. Sci. USSR 76 (6), 945-948.

- KANAYEVA, I. P. 1962: Mean copepod weights for central and North Atlantic, and the Norwegian and Greenland Seas. Tr. VNIRO, 46.
- KÄNDLER, R. 1953: Hydrographische Untersuchungen zum Abwasserproblem in den Buchten und Förden der Ostseeküste Schleswig-Holsteins. Kieler Meeresforschung 9, 176-200
- KOTT, P. 1953: Modified whirling apparatus for the subsampling plankton. Austral. J. Marine and Freshwater. Res. 4, 387-393.
- KOTTHAUS, A. 1939: Zuchtversuche mit Heringslarven (*Clupea harengus* L.). Helgol. Wiss. Meeresunters. 1, 349.
- KREY, J. 1956: Die Trophie küstennaher Meeresgebiete. 26 (2). Kieler Meeresforschung 12, 46-64.
- KRYLOV, V. V. 1968: Relation between wet formalin weight of copepods and copepod body length. Oceanology Vol. 8 No. 5.
- KUPFFER, C. 1878: Über Laichen und Entwicklung des Herings in der westl. Ostsee. Jahresber. Komm. wiss. Unters. dt. Meere-Kiel f. die Jahre 1874-76.
- KURATA, H. 1959: Preliminary report on the rearing of the herring larvae. Bull. Hokkaido Reg. Fish. Res. Lab., 20, 117-38.
- LASKER, R. 1970: Utilization of zooplankton energy by a Pacific sardine population in California current. "Marine Food Chains" (ed. J. H. Steele), Oliver & Boyd, Edinburgh.
- LEA, E. 1930: Mortality in the tribe of Norwegian herring. Rapp. Proc.-Verb., J. Cons. perm. int. Expl. Mer, 65, 100-117.
- LEBOUR, M. V. 1919: The food of post-larval fish II. J. mar. biol. Ass. U.K. 12/1, 22-47.

- LEBOUR, M. V. 1921: The food of young clupeoids. J. mar. biol. Ass. U.K. 12, 458-67.
- LEBOUR, M.V. 1924: The food of young herring. J. mar. biol. Ass. U.K. 13, 325-30.
- LEBRASSEUR, R. J., BARRACLOUGH, W. E., KENNEDY, O. D. and PARSONS, T. R. 1969: Production studies in the strait of Georgia. Observations on the food of larval and juvenile fish in the Fraser River plume February to May 1967. J. exp. mar. Biol. Ecol. 3 (1), 51-61.
- LENZ, J. 1970: "Zooplankton" G. RHEINHEIMER (Hrg.): Chemische, mikrobiologische und planktologische Untersuchungen in der Schlei im Hinblick auf deren Abwasserbelastung. Kieler Meeresforschung, 26 (2).
- LINDSTRØM, G. 1866: Gotl. Fisk. Gotl. L. Hush. Sällsk. Arsber p. 19.
- LISHEV, M. N., RANNAK, L. A. and LISIVNENKO, L. N. 1961: Condition of the Baltic herring stock in north-eastern Baltic and the Gulf of Riga. ICES, C.M. Baltic-Belt Sea Committee Paper No. 124 (mimeo).
- LISIVNENKO, L. N. 1961: Plankton and food of larval Baltic herring in the Gulf of Riga. Trudy N.-I. Instituta Rybnogo Khoziaistva Soveta Narodnogo Khoziaistva Translation by W. E. Ricker, J. Fish. Res. Bd. Can. Transl. Series No. 44, 33 pp.
- LOVEGROVE, T. 1966: The determination of the dry weight of plankton and the effect of various factors on the value obtained. In H. Barnes (ed.): Some contemporary studies in marine science. Hafner Publ. Co. New York pp. 429-462.
- MARSHALL, S. M., NICHOLLS, A. G. and ORR, A. P. 1937: On the growth and feeding of the larval and postlarval stages of Clyde herring. J. mar. biol. Ass. U.K. 22, 245-67.
- +

- MARSHALL, S. M. and ORR, A. P. 1955: The biology of a marine copepod *Calanus finmarchicus* GUNNERUS. Oliver & Boyd, Edinburgh.
- MARR, J. C. 1956: The "critical period" in the early life history of marine fishes. J. Cons. perm. int. Explor. Mer 21 (2), 160-170.
- McEWEN, G. F., JOHNSON, M. W. and FOLSOM, T. R. 1954: A statistical analysis of the performance of the Folsom plankton sample splitter, based upon test observations. Arch. Mit. Geophys. u. Klimatol., Se A 7, 502-527.
- MEYER, N. A. 1878: Beobachtungen über das Wachstum des Herings im westl. Teil der Ostsee. Jahresber. Komm. wiss. Unters. dt. Meere Kiel f. d. Jahre 1874-76.
- MIELCK, W. 1925: Heringslarven, Eier u. Larven anderer Fische und Nahrung der Larven in der westl. Nordsee im Okt. 1922. Ber. Dt. wiss. Komm. Meer. N.F. 1, 237-243.
- MIELCK, W. 1929: Die Verbreitung der Heringslarven in der Nordsee im Winter. Rapp. Proc.-Verb. Cons. Expl. Mer. 54, 99-134.
- MIKAMI, S., TAMURA, M., YAGI, E. and IIZUKA, A. 1961: Studies of the early life history of herring, *Cl. pallasii*. I Habitat and feeding habits of the larvae in Akkeshi Bay, Hokkaido. Bull. Hokkaido Reg. Fish. Res. Lab., 23, 1-16.
- NEB, K. E. 1952: Untersuchungen über Fortpflanzung und Wachstum an den Heringen der westl. Ostsee mit besonderer Berücksichtigung der Kieler Förde als Laichgebiet und Fangplatz. Dissertation (Kiel).
- NELLEN, W. 1963: Fischereibiologische und faunistische Brackwasseruntersuchungen in der Schlei, einer Ostseeförde Schleswig-Holsteins. Dissertation, Kiel.

- NELLEN, W. 1967: Ökologie und Fauna (Makroevertebraten) der brackigen und hypertrophen Ostseeförde Schlei. Arch.Hydrobiol., 63, (3), 273-309.
- NELLEN, W. und HEMPEL, G. 1969: Versuche zur Fängigkeit des "Hai" und des modifizierten Gulf-V-Plankton-Samplers "Nackthai". Ber. Dt. Wiss. Komm. Meeresforsch. 20 (2) 141-154.
- NELLEN, W. und RHEINHEIMER, G. 1970: Hydrographie und Chemie G. RHEINHEIMER (Hrg.): Chemische, mikrobiologische und planktologische Untersuchungen in der Schlei im Hinblick auf deren Abwasserbelastung. Kieler Meeresforschung 26 (2).
- NEUBAUR, R. 1936: Ein neuer Mitbewohner Schleswig-Holsteinscher Fischgewässer. Fisch.-Ztg. 39, 35-36.
- NEUBAUR, R. und JAECKEL, S. 1935/7: Die Schlei und ihre Fischereiwirtschaft. Schr. Nat. Ver. f. Schleswig-Holstein 21 (2), 314-360; 22, 190-265.
- NIKITINSKAYA, 1958: On the onset of active feeding of the larvae of Cl. h. pallasii. Zool. Zh. 37, 1568-71 (russisch mit engl. Zusammenf.).
- OGILVIE, H. S. 1927: Observations of the Food of post-larval herring from the Scottish coast. Rep. Fish. Bd. No. 1, 10 pp.
- OMORI, M. 1970: Variations of length, weight, respiratory rate, and chemical composition of Calanus cristatus in relation to its food and feeding. In Steele (ed.): "Marine Food Chain". Oliver & Boyd, Edinburgh 1970.
- ORR, A. P. 1934: On the biology of Calanus finmarchicus. IV. Seasonal changes in the weight and chemical composition in Loch Fyne. J. mar. biol. Ass. U.K. 19, 613-632.

- PARRISH, B. B., SAVILLE, A., CRAIG, R. E., BAXTER, I. G. and PRIESTLEY, R. 1959: Observations on herring spawning and larval distribution in the Firth of Clyde in 1958. J. mar. biol. Ass. U.K. 38, 453-455.
- PERTSOVA, N. M. 1967: Mean weights and measurements for massive species in the zooplankton of the White Sea. Okeanologiya 7, No. 2.
- PETINA, T. S. 1967: Mean weights of main species in the zooplankton of the Black Sea. Tr. Sevastop. biol. sta., 9.
- POSTUMA, K. H. 1968: The effect of temperature in the spawning and nursery areas on recruitment of autumn-spawning herring in the North Sea. ICES-Symposium on "The Biology of Early Stages and Recruitment Mechanisms of Herring" 1968 No. 16 (mimeo)
- SAVILLE, A. 1970: Chemische, mikrobiologische und planktologische Untersuchungen in der Schlei im Hinblick auf deren Abwasserbelastung. Kieler Meeresforschung 26 (2).
- RICKER, W. E. 1954: Stock and Recruitment. J. Fish. Res. Bd. Can. 11, 559-623.
- ROBERTSON, A. 1968: The Continuous Plankton Recorder: A Method for Studying the Biomass of Calanoid Copepods. Bulletins of Marine Ecology Bull. Mar. Ecol. VI, 7, S. 185-223.
- ROSENTHAL, H. 1967: Schwimmleistung und Nahrungssuche bei den Larven des Herings (*Clupea harengus* L.). Diss. Math. Nat.Fak., Univ. Hamburg.
- ROSENTHAL, H. 1969: Verdauungsgeschwindigkeit, Nahrungswahl und Nahrungsbedarf bei den Larven des Herings, *Clupea harengus*. Ber. Dt. Wiss. Komm. Meeresforsch. N. F. 20 (1) 60-69.

- ROSENTHAL, H., and HEMPEL, G. 1970: Experimental studies in feeding and food requirements of herring larvae (*Clupea harengus* L.). "Marine Food Chains" ed. J. H. Steele, Oliver & Boyd, Edinburgh.
- RUDAKOVA, V. A. 1968: On Feeding of Young Larvae of the Atlanto-Scandian Herring (*Clupea harengus harengus* L.) Norwegian Sea (according to data of 1966 and 1967. ICES-Symposium on: The Biology of Early Stages and Recruitment Mechanisms of Herring. 1968 Doc. No. 24 (mimeo).
- RUNNSTRØM, 1941: Quantitativ investigations on herring spawning and its yearly fluctuations at the west coast of Norway. FiskDir. Skr. Ser. HavUnders. 6 (8), 1-71.
- SAVILLE, A. 1965: Factors controlling dispersal of the pelagic stages of fish and influence on survival. Spec. Publs. int. Commn NW. Atlanto Fish No. 6, 335-348.
- SAVILLE, A. and McKAY, D. W. 1970: Tests of the efficiency of various high speed samplers for catching herring larvae. ICES C. M. 1970 Pelagic Fish (Northern) Committee, Doc. No. H: 7 (mimeo).
- SCHACH, H. 1939: Die künstliche Aufzucht von *Clupea harengus*. Helgol. Wiss. Meeresunters. 1, 359-72.
- SCHNACK, D. and HEMPEL, G. 1968: Notes on sampling herring larvae by Gulff III Samplers. Rapp. Proc.-Verb., J. Cons. int. Explor. Mer 160.
- SHERMAN, K. and HONEY, K. A. 1968: Seasonal variations in the food of larval herring in coastal waters of central Maine. ICNAF Res. Doc. 68/50 7 pp. (mimeo).
- SHELLBOURNE, J. E. 1957: The feeding and condition of plaice larvae in good and bad plankton patches. J. Mar. Biol. Ass. U.K. 36, 539-552.

- SHMELEVA, A. A. 1964: Weight characteristics of massive forms in zooplankton of the Adriatic Sea. Tr. Sevastop. Biol. sta., 15.
- SILLIMAN, R. P. 1943: Thermal and diurnal changes in the vertical distribution of eggs and larvae of the pilchard (*Sardinops caerulea*). J. mar. biol. Ass. U.K. 2, 2,118-29.
- SILLIMAN, R. P. 1950: Thermal and diurnal changes in the vertical distribution of eggs and larvae. Spec. sci. Rep. U.S., Fish Wildl. Serv. 15, 181-200.
- SPOONER, 1933: Observations on the reaction of marine G.M. plankton to light. J. mar. biol. Ass. U.K. 19, 385-438.
- STEVENSON, J. C. 1962: Distribution and survival of herring larvae. J. Fish re. Bd. Can. 19, 735-810.
- SUNDEVALL, C. J. 1855: Stockh. L. Hush. Sallsk. Handl. pp. 81, 96, 187.
- TAYLOR, F. H. C. 1968: Variations in hatching success in Pacific herring (*Clupea pallasii*) eggs with water depth, temperature, salinity and egg mass thickness. ICES-Symposium on: The Biology of Early Stages and Recruitment Mechanisms of Herring. 1968 Doc. No. 3 (mimeo).
- VILELA, M. H. and ZIJLSTRA, J. J. 1968: On the condition of herring larvae in the central and southern North Sea. ICES-Symposium in: The Biology of Early Stages and Recruitment Mechanisms of Herring. 1968 Doc. No. 15 (mimeo).
- WALDMANN, J. 1961: Untersuchungen an Heringslarven und Zooplankton des Greifswalder Boddens. Zeitschr. Fisch. Hilfswiss. 10, 523-36.

- WEIKERT, H. 1970: Verteilung und Tagesperiodik des Evertebrateneuston im subtropischen Nordostatlantik. Dissertation, Kiel.
- WIBORG, K. F. 1957: Factors influencing the size of the year-classes in the Arcto-Norwegian tribe of cod. Fiskeridirektoratets skrifter. Serie HavUnders. Vol. II, Nr. 8, p. 1-24.
- WINBERG, G.G. 1960: Rate of Metabolism and Food Requirements of Fishes. Fish. Res. Bd. Canada, Transl. Ser. 194
- WOOD, R. J. 1968: Some Observations on the Vertical Distribution of Herring Larvae. ICES-Symposium on: "The Biology of Early Stages and Recruitment Mechanisms of Herring" No. 1 (mimeo).
- WOODHEAD, P. M. J. and WOODHEAD, A. D. 1955: The reaction of herring larvae to light: a mechanism of vertical migration. Nature, Lond. 176, 349-50.
- ZIJLSTRA, J. J. 1970: Herring Larvae in the Central North Sea. Ber. Dt. Komm. Meeresforsch. 21, 92-115.

Anhang I

Verteilung der Heringslarven in der Schlei an zwei Terminen

A) 28. 5. 1969

Station	-Zeit	Fang -		-Tiefe (m)	Larvenzahl			mittlere Larv.-Länge (mm)
		-Gerät *			pro Hol	gemessen	pro 16m ³	
9	08.15	N		0,04	100	100	170	21,0
	"	N		0,16	442	221	377	19,5
	08.20	H		2,00	21	21	24	16,9
	"	B		2,30	-	-	-	-
8	09.40	N		0,04	790	395	1260	19,9
	"	N		0,16	2000	474	1600	18,4
	09.10	H		0,80	354	212	843	17,1
	"	B		1,10	4	-	381	-
	09.20	H		2,00	213	212	314	16,2
	"	B		2,30	5	-	294	-
7	10.20	N		0,04	2200	758	1910	19,8
	"	N		0,16	5670	518	2460	18,1
	10.30	H ⁺)		0,80	1020	979	900	15,2
	"	B ⁺)		1,10	14	-	500	-
6	11.20	N		0,04	6000	744	5500	18,7
	"	N		0,16	8500	1017	3900	16,8
	12.00	H		0,80	529	529	400	14,7
	"	B		1,10	8	-	242	-
	12.10	H		2,00	307	307	183	13,6
	"	B		2,30	4	-	95	-
5	11.50	N ⁺)		0,04	9600	2260	8300	18,9
	u. 13.00	N ⁺)		0,16	9750	2600	4200	18,3
	13.30	H		0,20	2700	280	1700	18,4
	"	B		0,50	26	-	650	-
	13.15	H		2,00	133	129	102	15,5
	"	B		2,30	3	-	92	-
4	14.00	N		0,04	7100	879	5960	18,9
	"	N		0,16	4900	816	2060	18,3
	14.30	H		0,20	2550	181	1470	16,9
	"	B		0,50	22	-	500	-
	14.10	H		2,00	277	277	110	14,0
	"	B		2,30	6	-	95	-
3	14.45	N		0,04	2360	1177	2000	18,7
	"	N		0,16	7360	917	3000	16,6
	15.15	H		0,20	3500	440	2060	16,6
	"	B		0,50	25	-	590	-
	15.05	H		3,00	370	370	220	13,3
	"	B		3,30	6	-	150	-
1	16.10	N ⁺)		0,04	191	382	163	19,9
	"	N ⁺)		0,16	614	349	261	18,9
	16.40	H ⁺)		0,20	426	491	248	16,0
	"	B ⁺)		0,50	12	-	279	-

* H = Nackthai, B = Baby-Hai, N = Neustonnetz, +) = 2 Fänge

1) Die Urlisten können im Institut für Meereskunde Kiel eingesehen werden.

Anhang I

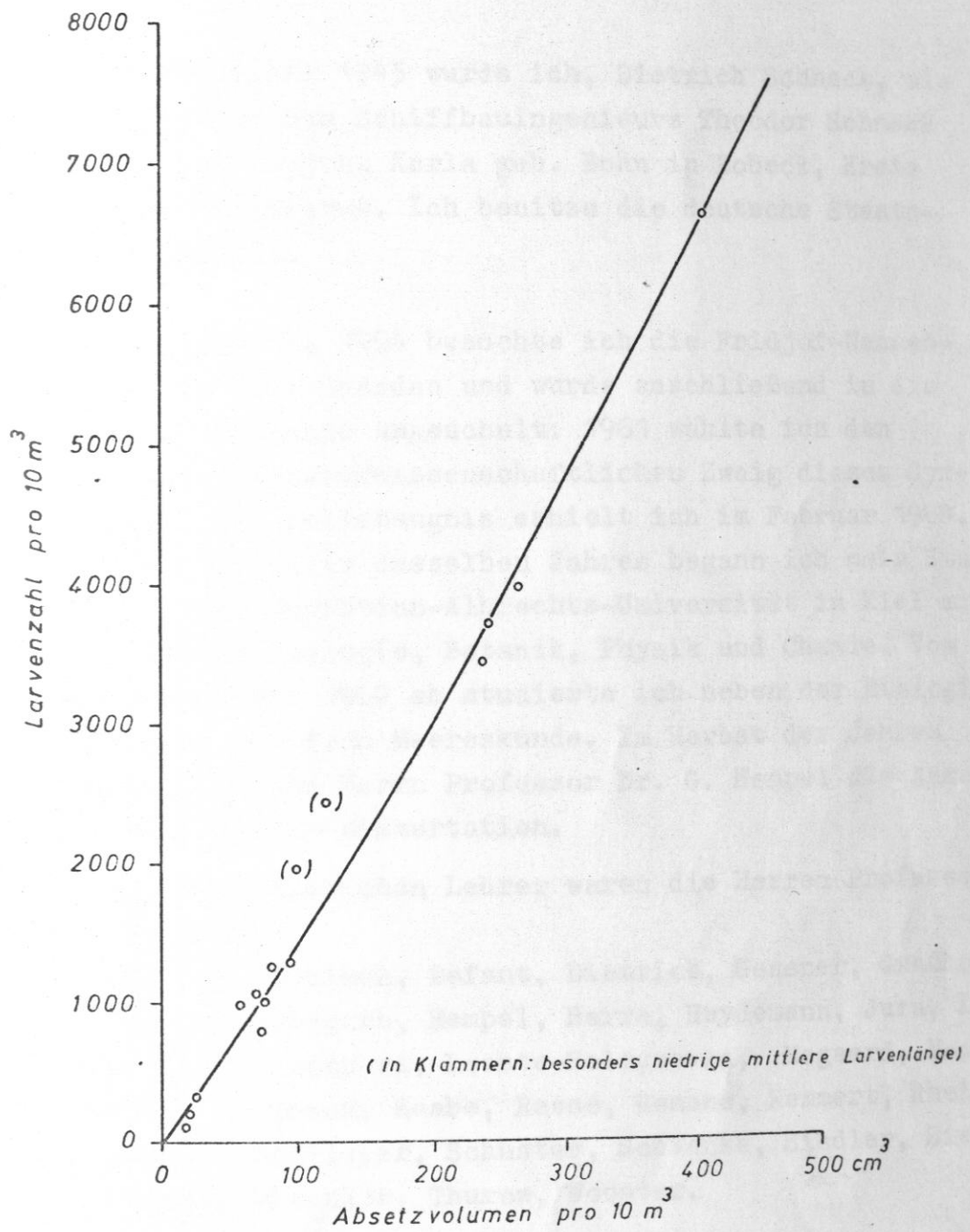
Verteilung der Heringslarven in der Schlei an zwei Terminen

B) 11/12. 6. 1969

Station	-Zeit	F a n g -		-Tiefe (m)	L a r v e n z a h l			mittlere L.-Länge (mm)
		-Gerät			pro Hol	gemessen	pro 16 m ³	
9	09.00	H		0,20	65	65	49	24,8
	"	B		0,50	1	-	30	-
	08.45	H		0,80	113	113	80	23,6
	"	B		1,10	-	-	-	-
8	09.25	H		0,20	202	202	153	23,2
	"	B		0,50	3	-	91	-
	09.15	H		0,80	178	178	125	23,5
	"	B		1,10	6	-	170	-
7	10.00	H		0,20	662	331	480	22,3
	"	B		0,50	6	-	174	-
	09.50	H		2,00	75	75	53	19,5
	"	B		2,30	1	-	28	-
6	19.30	H		0,20	2500	609	1750	21,5
	"	B		0,50	31	-	874	-
	19.15	H		2,00	1780	335	1110	21,5
	"	B		2,30	27	-	676	-
5	11.15	H		0,20	185	174	108	21,4
	"	B		0,50	7	-	162	-
	11.05	H		1,50	385	385	275	19,0
	"	B		1,80	11	-	314	-
4	18.15	H		0,20	241	241	140	22,2
	"	B		0,50	15	-	348	-
	18.00	H		2,00	411	411	223	21,5
	"	B		2,30	5	-	109	-
3	17.40	H		0,20	460	230	277	23,7
	"	B		0,50	23	-	560	-
	17.20	H		3,50	360	177	200	24,6
	"	B		3,80	12	-	266	-
2	16.55	H		0,20	130	130	75	22,0
	"	B		0,50	7	-	161	-
	16.40	H		4,00	868	258	488	24,1
	"	B		4,30	11	-	248	-
1	16.20	H		0,20	-	-	-	-
	"	B		0,50	1	-	22	-
	16.10	H		0,80	64	64	38	23,7
	"	B		1,10	1	-	24	-

H = Nackthai, B = Baby-Hai,

Anhang III



Lebenslauf

Am 27. April 1943 wurde ich, Dietrich Schnack, als drittes Kind des Schiffbauingenieurs Theodor Schnack und seiner Ehefrau Karla geb. Bohn in Bobeck, Kreis Flensburg, geboren. Ich besitze die deutsche Staatsangehörigkeit.

Von 1950 bis 1954 besuchte ich die Fridjof-Nansen-Schule in Kiel-Gaarden und wurde anschließend in die Max-Planck-Schule umgeschult. 1961 wählte ich den mathematisch-naturwissenschaftlichen Zweig dieses Gymnasiums. Das Reifezeugnis erhielt ich im Februar 1964. Im Sommersemester desselben Jahres begann ich mein Studium an der Christian-Albrechts-Universität in Kiel mit den Fächern Zoologie, Botanik, Physik und Chemie. Vom Sommersemester 1967 ab studierte ich neben der Biologie vor allem das Fach Meereskunde. Im Herbst des Jahres erhielt ich von Herrn Professor Dr. G. Hempel die Anregung zu vorliegender Dissertation.

Meine akademischen Lehrer waren die Herren Professoren und Dozenten:

Aletsee, Bohlken, Defant, Dietrich, Gessner, Graßhoff, Greve, Halbsguth, Hempel, Herre, Heydemann, Juza, Krey, Kroebel, Leonhard, Lichte-Holtgreven, Magaard, Noodt, Ohle, Overbeck, Raabe, Reese, Remane, Remmert, Rheinheimer, Schlieper, Schuster, Schwenke, Siedler, Siewing, Straka, Tischler, Thurow, Wooster.

